

**BEDEUTUNG DES VISUELLEN SYSTEMS FÜR DAS VERHALTEN
DES AFRIKANISCHEN WANDERFALTERS *SPODOPTERA EXEMPTA*
(LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)**

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
an der Fakultät für Biologie
der Ruhr-Universität Bochum

von

ALEXANDER PELZER
aus Hohenlimburg

Eingereicht im Januar 1988



Digitized by the Internet Archive
in 2026

**BEDEUTUNG DES VISUELLEN SYSTEMS FÜR DAS VERHALTEN
DES AFRIKANISCHEN WANDERFALTERS *SPODOPTERA EXEMPTA*
(LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)**

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
an der Fakultät für Biologie
der Ruhr-Universität Bochum

von

ALEXANDER PELZER
aus Hohenlimburg

Eingereicht im Januar 1988

Meiner Mutter

I. Einleitung	1
1.1. Die Kindheit	2
1.2. Die Jugend	3
1.3. Die Ehe	4
1.4. Die Eltern	5
1.5. Die Geschwister	6
1.6. Die Freunde	7
1.7. Die Berufswahl	8
1.8. Die ersten Schritte	9
1.9. Die ersten Erfahrungen	10
1.10. Die ersten Enttäuschungen	11
1.11. Die ersten Erfolge	12
1.12. Die ersten Kämpfe	13
1.13. Die ersten Siege	14
1.14. Die ersten Niederlagen	15
1.15. Die ersten Freuden	16
1.16. Die ersten Sorgen	17
1.17. Die ersten Tränen	18
1.18. Die ersten Lächeln	19
1.19. Die ersten Gedanken	20
1.20. Die ersten Taten	21
1.21. Die ersten Worte	22
1.22. Die ersten Gesten	23
1.23. Die ersten Blicke	24
1.24. Die ersten Schritte	25
1.25. Die ersten Flügel	26
1.26. Die ersten Flügel	27
1.27. Die ersten Flügel	28
1.28. Die ersten Flügel	29
1.29. Die ersten Flügel	30
1.30. Die ersten Flügel	31
1.31. Die ersten Flügel	32
1.32. Die ersten Flügel	33
1.33. Die ersten Flügel	34
1.34. Die ersten Flügel	35
1.35. Die ersten Flügel	36
1.36. Die ersten Flügel	37
1.37. Die ersten Flügel	38
1.38. Die ersten Flügel	39
1.39. Die ersten Flügel	40
1.40. Die ersten Flügel	41
1.41. Die ersten Flügel	42
1.42. Die ersten Flügel	43
1.43. Die ersten Flügel	44
1.44. Die ersten Flügel	45
1.45. Die ersten Flügel	46
1.46. Die ersten Flügel	47
1.47. Die ersten Flügel	48
1.48. Die ersten Flügel	49
1.49. Die ersten Flügel	50
1.50. Die ersten Flügel	51
1.51. Die ersten Flügel	52
1.52. Die ersten Flügel	53
1.53. Die ersten Flügel	54
1.54. Die ersten Flügel	55
1.55. Die ersten Flügel	56
1.56. Die ersten Flügel	57
1.57. Die ersten Flügel	58
1.58. Die ersten Flügel	59
1.59. Die ersten Flügel	60
1.60. Die ersten Flügel	61
1.61. Die ersten Flügel	62
1.62. Die ersten Flügel	63
1.63. Die ersten Flügel	64
1.64. Die ersten Flügel	65
1.65. Die ersten Flügel	66
1.66. Die ersten Flügel	67
1.67. Die ersten Flügel	68
1.68. Die ersten Flügel	69
1.69. Die ersten Flügel	70
1.70. Die ersten Flügel	71
1.71. Die ersten Flügel	72
1.72. Die ersten Flügel	73
1.73. Die ersten Flügel	74
1.74. Die ersten Flügel	75
1.75. Die ersten Flügel	76
1.76. Die ersten Flügel	77
1.77. Die ersten Flügel	78
1.78. Die ersten Flügel	79
1.79. Die ersten Flügel	80
1.80. Die ersten Flügel	81
1.81. Die ersten Flügel	82
1.82. Die ersten Flügel	83
1.83. Die ersten Flügel	84
1.84. Die ersten Flügel	85
1.85. Die ersten Flügel	86
1.86. Die ersten Flügel	87
1.87. Die ersten Flügel	88
1.88. Die ersten Flügel	89
1.89. Die ersten Flügel	90
1.90. Die ersten Flügel	91
1.91. Die ersten Flügel	92
1.92. Die ersten Flügel	93
1.93. Die ersten Flügel	94
1.94. Die ersten Flügel	95
1.95. Die ersten Flügel	96
1.96. Die ersten Flügel	97
1.97. Die ersten Flügel	98
1.98. Die ersten Flügel	99
1.99. Die ersten Flügel	100
1.100. Die ersten Flügel	101

Inhaltsverzeichnis

A.	Einleitung	6
A.1.	Versuchstier	6
A.1.1.	Lebensweise	6
A.1.2.	Wirtschaftliche Bedeutung	10
A.1.3.	Sehphysiologische Daten	11
A.2.	Ziele der vorliegenden Arbeit	12
A.2.1.	Attraktivität von Farblichtern	12
A.2.2.	Eiablage	14
A.2.3.	Flugreaktionen	14
B.	Material und Methoden	16
B.1.	Tiermaterial	16
B.1.1.	Laborzucht	16
B.1.2.	Viren	19
B.1.3.	Freilandtiere	22
B.2.	Freilandversuche	22
B.3.	Histologische Verfahren	24
B.4.	Elektrophysiologie	25
B.5.	Aktivitätsbeginn der Falter	27
B.6.	Attraktivität von Farblichtern	28
B.7.	Eiablage	34
B.7.1.	Käfig und Ablagesubstrat	34
B.7.2.	Farbpapiere und Untergründe	36
B.7.3.	Versuchsdurchführung	38
B.7.3.1.	Labor	38
B.7.3.2.	Freilandversuche	39
B.8.	Flugreaktionen	39
B.8.1.	Befestigung der Versuchstiere, Versuchsbeginn	39
B.8.2.	Versuche ohne Rückkopplung (open loop)	40
B.8.2.1.	Virtueller Streifenzyylinder	40
B.8.2.2.	Bodenmuster	43
B.8.3.	Versuche mit Rückkopplung (closed loop)	43
C.	Ergebnisse	45
C.1.	Morphologie	45
C.2.	Zeitliches Auflösungsvermögen	47
C.2.1.	Größe und Form der Potentiale	47
C.2.2.	Verschmelzungsfrequenz: <i>Spodoptera exempta</i>	48
C.2.3.	Verschmelzungsfrequenz: <i>Spodoptera littoralis</i>	49

C.3.	Aktivitätsbeginn der Falter	50
C.3.1.	Lichtmessungen	50
C.3.2.	Histologische Auswertung	50
C.3.3.	Zeitverlauf	51
C.3.4.	Vergleich Männchen/Weibchen	52
C.4.	Attraktivität von Farblichtern	53
C.4.1.	Auswerteverfahren	53
C.4.2.	Tagesgang der Attraktivität	54
C.4.3.	Farbbevorzugung	56
C.4.4.	Fehlerquellen	56
C.4.5.	Reproduzierbarkeit	57
C.4.6.	Geschlechtsunterschiede	58
C.4.7.	Subjektive Gleichwertigkeit	60
C.4.7.1.	Berechnungsverfahren	60
C.4.7.2.	Referenzwellenlänge 435 nm	62
C.4.7.3.	Referenzwellenlänge 535 nm	63
C.4.8.	"Farbensehen"	63
C.5.	Eiablage	64
C.5.1.	Auswertbarkeit von Ei- bzw. Gelegezahlen	64
C.5.2.	Attraktivität des Ablagezylinders	67
C.5.3.	Farbunabhängige Effekte	68
C.5.3.1.	Himmelsrichtung	68
C.5.3.2.	Verteilung auf dem Zylinder	68
C.5.3.3.	Dichteeinflüsse	70
C.5.4.	Kontrastwirkungen	73
C.5.5.	Eiablage und Farbe	74
C.5.5.1.	Einzelne Farbstreifen	74
C.5.5.2.	Farben "Violett" bis "Rot"	75
C.5.5.3.	Aufteilung der "Farben" in Spektralbereiche; Modelle	77
C.5.5.4.	Verteilung der Eier über das Spektrum	79
C.5.5.5.	Simulationen	83
C.6.	Flugreaktionen	85
C.6.1.	Versuche ohne Rückkopplung	85
C.6.2.	Versuche mit Rückkopplung	87
C.6.2.1.	Ausrichtung zum "Wind"	87
C.6.2.2.	Verdriftung	87
C.6.2.3.	Abweichungswinkel α	88
C.6.2.4.	Links-Rechts-Konstanz	90
C.6.2.5.	Windgeschwindigkeit	90
D.	Diskussion der Ergebnisse	92
D.1.	Morphologie	92
D.2.	Zeitliches Auflösungsvermögen	93
D.3.	Aktivitätsbeginn	94
D.4.	Attraktivität von Farblichtern	95
D.4.1.	Analyse der Versuchssituation	95
D.4.2.	Farbensehen	97
D.4.3.	Vergleich mit dem Elektroretinogramm (ERG)	99
D.4.4.	Attraktivität von Lichtfallen; Einfluß des Mondes	100

D.5.	Eiablage	101
D.5.1.	Ablageort	101
D.5.2.	Vergleich mit dem Elektroretinogramm (ERG)	101
D.5.3.	Remissionswerte von Gräsern	102
D.6.	Wellenlängenabhängiges Verhalten	104
D.7.	Flugreaktionen	105
D.7.1.	Flugdauer und Reaktionen: Open-loop-Versuche	105
D.7.2.	Winkelgeschwindigkeit und Flughöhe	106
D.7.3.	Kybernetische Modelle	108
D.7.4.	Literaturdaten: Fesselflug	111
E.	Ausbreitung	113
E.1.	Ausbreitungsfähigkeit einzelner Stadien	113
E.2.	Theoretische Analyse des Wanderverhaltens	115
E.3.	Erreichbare Fläche	116
E.3.1.	Aktiv erreichbare Fläche	116
E.3.2.	Wind	118
E.3.3.	Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit	119
E.3.4.	Nicht gleichförmiger Wind	121
E.4.	Kosten	122
E.4.1.	Fettreserven, Wasservorrat	122
E.4.2.	Transportkosten	123
E.4.3.	Selektionsdruck	124
E.5.	Quantitative Aspekte der Verteilung	125
E.5.1.	Erreichbare Verdünnungen	126
E.5.2.	Gleichverteilung über eine Strecke	128
E.5.3.	Gleichverteilung über eine Fläche	129
E.5.4.	Schwenken	132
E.5.5.	Interner Zeitverlauf des Schwenkens	134
E.6.	Literaturdaten: frei fliegende Tiere	135
E.7.	Übergeordnete Faktoren	137
E.8.	Vergleich mit Wanderheuschrecken	141
E.8.1.	Wanderheuschrecken: biologische Daten	141
E.8.2.	<i>Spodoptera exempta</i> : biologische Daten	143
E.8.3.	Bewertung	144
F.	Zusammenfassung	146
G.	Literatur	148
H.	Dank	156
I.	Anhang: Tabellen, Schreiberkurven	157

A. Einleitung

A.1. Versuchstier

Spodoptera exempta (WALKER) 1856 ist eine von etwa 22 Arten (darunter acht afrikanische) dieser fast weltweit verbreiteten Noctuiden-Gattung (BROWN & DEWHURST 1975) (Abb. 1 a). Sie hat eine Flügelspannweite von rund 3 cm. Ursprünglich war sie auf die tropischen Regionen Afrikas beschränkt, wurde aber auch auf die Hawaii-Inseln und nach Australien eingeschleppt und kommt heute bereits in vielen tropischen Gebieten Asiens vor.

Ihre Morphologie und ihre Lebensweise unterscheiden sich nur geringfügig von denen ihrer nächsten Verwandten; diese geringen Unterschiede haben jedoch weitreichende Folgen für die wirtschaftliche Bedeutung dieser Art. Diese Bedeutung ist zumindest zur Zeit noch weitgehend auf Afrika beschränkt (vergl. BAKER 1978).

A.1.1. Lebensweise

Die Literatur zur Biologie von *S. exempta* wurde von BROWN (1962) zusammenfassend dargestellt. Hier werden daher vor allem die Daten betont, die BROWN noch nicht zur Verfügung standen.

Das Weibchen legt im Laufe seines Lebens insgesamt etwa 1000 bis 1500 Eier in Gelegen von einigen Dutzend bis zu mehreren Hundert Eiern ab. Die Gelege finden sich besonders an den Unterseiten von Grasblättern, aber auch an unbelebten Gegenständen, und sind von schwärzlicher "Afterwolle" (haarförmigen Schuppen vom Abdomenende des Weibchens) bedeckt.

Nach etwa 2 bis 5 Tagen schlüpfen die Eilarven. Sie sind im Gegensatz zu späteren Raupenstadien befähigt, sich an einem Spinnfaden von ihrer Unterlage abzuseilen. Sie sind ungesellig und verteilen sich (s. E.1.). Sie fressen an einer Vielzahl von Gräsern, wobei sie das Sterngras *Cynodon dactylon* (Abb. 1 b) besonders bevorzugen.



Abb. 1 Zur Biologie von *S. exempta*

- a) Männchen (Laboraufnahme);
- b) die bevorzugte Raupen-Futterpflanze *Cynodon dactylon* (Gramineae; Freilandaufnahme);
- c) bei Massenvermehrungen ("Outbreaks") fressen die Raupen das Gras bis zum Erdboden ab (Freilandaufnahme)

Wie die Raupenentwicklung weiter verläuft, hängt entscheidend von einem Außenfaktor ab, nämlich der Dichte der Raupen pro Flächeneinheit. Stoßen die Raupen während der gesamten Raupenzeit auf keinen Artgenossen, entwickeln sie sich zu der sogenannten "solitären" oder "passiven" Form. Diese ist durch grüne Grundfarbe und kryptisches Verhalten gekennzeichnet. Die Raupen verbergen sich tagsüber an der Basis ihrer Futterpflanzen und bewegen sich gewöhnlich langsam. Bei Belästigungen rollen sie sich meist zusammen und verharren einige Zeit in einer Art Starre.

Ist die Dichte dagegen so hoch, daß die Raupen zumindest gelegentlich ihre Nachbarn treffen, treten eine Reihe von Veränderungen auf. Wie diese Veränderungen bewirkt werden, ist noch nicht bekannt. Simple physische Kontakte reichen jedenfalls nicht aus (vergl. GRUYS 1970 und B.1.1.). Die Tiere bekommen eine matt-schwarze Grundfärbung, von der sich einige gelbe Längsstreifen kontrastreich abheben (Abb. 1 c). Die Raupen werden damit optisch sehr auffällig. Sie sind den ganzen Tag über aktiv, halten sich oft im direkten Sonnenlicht an der Spitze der Grashalme auf und reagieren auf Störungen mit Fallenlassen und heftig schlagenden Bewegungen des Körpers. Diese Tiere werden meist als "gregäre" oder "aktive" Form bezeichnet. Der Begriff "gregär" impliziert, daß sich die Tiere aktiv zusammenrotten, was sie jedoch nicht tun (ROSE 1979 b). Stattdessen wird hier der Begriff "Massenform" verwendet, der sich dem Begriff "Solitärform" sinnvoll und neutral gegenüberstellen läßt. Übergänge zwischen diesen Extremformen kommen vor (LANGER & ROSE 1986), sind jedoch zahlenmäßig unbedeutend.

Die Raupenzeit dauert bei der Solitärform länger als bei der Massenform. Diese nutzt einerseits einen größeren Teil des Tages für die Nahrungsaufnahme und heizt sich andererseits infolge ihrer dunklen Färbung bei direkter Sonnenbestrahlung stärker auf. Dadurch erreicht sie eine höhere Stoffwechselintensität (vergl. CASEY 1976; s. E.8.). - Die Gesamtdauer des Raupenstadiums kann zwischen etwa 10 Tagen und rund drei Wochen schwanken. Die Anzahl der Häutungen beträgt in der Regel 5 (zwischen 4 und 7). Das Ende des Raupenlebens ist gekennzeichnet durch eine knapp eintägige Wanderphase, während der die Tiere nach einem geeigneten Verpup-

pungsplatz suchen. Schließlich graben sie sich einige cm in die Erde, legen eine eiförmige Höhlung an, die sie mit wenigen Spinnfäden auskleiden, und verpuppen sich rund 3 bis 5 Tage später.

Nach etwa 8 bis 15 Tagen Puppenruhe schlüpfen die Falter. Die Männchen (Abb. 1 a) unterscheiden sich durch eine kontrastreiche Zeichnung von den einfarbig schwärzlichbraunen Weibchen. Beide leben etwa ein bis zwei Wochen, haben einen funktionsfähigen Rüssel und nehmen Nahrung auf, sofern sie erreichbar ist (s. E.8.).

Der Schlupf der Falter aus den Puppen beginnt kurz nach Sonnenuntergang (ROSE & DEWHURST 1979, RILEY et al. 1983; eigene Beobachtungen). Das Ausbreiten der Flügel dauert unter Freilandbedingungen weniger als eine halbe Stunde. Nach spätestens einer Stunde sind die Tiere flugfähig. Damit sind sie jedoch durchaus noch nicht in der Lage, Wanderflüge durchzuführen. Vielmehr benötigen sie vermutlich zumindest weitere ein bis zwei Stunden, um die Flügel voll auszuhärten und die Streckflüssigkeit wieder aus ihnen abzuziehen. Sie sind in dieser Zeit auch durch Störungen nur zu kurzen Sprungflügen zu bewegen (eigener Befund). Entsprechend entfernen sich frisch geschlüpfte Falter in der ersten Nacht nicht wesentlich weiter als 50 Meter vom Schlüpfort (ROSE 1975). Wanderflüge beginnen frühestens am nächsten Abend.

Die am Vortag geschlüpfen Falter verlassen ihre Tagesverstecke wiederum kurz nach Sonnenuntergang. Sie sammeln sich in Bäumen an, wo sie auch eventuell zugängliche Nahrung aufnehmen (ROSE & DEWHURST l.c.). Von etwa 19 Uhr an fliegen Wolken von Faltern auf, die sich nicht mehr in der Umgebung niederlassen, sondern in die Höhe gehen und jedenfalls aus dem visuellen Beobachtungsbereich verschwinden (RILEY et al. l.c.). Auch zu späteren Zeitpunkten starten noch weitere Gruppen, jedoch nicht zu Wanderflügen. Nach Radarbeobachtungen können die Tiere wenigstens 20 Kilometer mit einer Geschwindigkeit von rechnerisch ca. 35 km/h zurücklegen. Durch Wiederfunde von mit Fluoreszenzfarbstoffen markierten Falter ist bewiesen, daß die Gesamtreichweite der Wanderungen mindestens 147 Kilometer (in max. 2 Nächten) betragen kann (ROSE et al. 1985).

Wanderungen über derartig große Distanzen sind zwar bemerkenswerte Leistungen, jedoch keine Besonderheit der Art *S. exempta*. Neben einigen weiteren Angehörigen der Gattung (insbesondere *S. exigua*) gibt es in mehreren anderen Gattungen der Familie, z.B. *Mythimna* und *Heliothis*, wandernde Arten (vergl. OKU & KOBAYASHI 1978, RAULSTON et al. 1986).

A.1.2. Wirtschaftliche Bedeutung

Die Raupen von *S. exempta* sind spezialisierte Gramineenfresser. Zu ihren Futterpflanzen gehören damit also auch Getreidearten, darunter vor allem Mais und Weizen.

In Grasflächen Ostafrikas, und dazu zählen hier auch Getreidefelder, kommt es alljährlich zu lokalen Massenauftritten von Raupen dieses Falters, sogenannten Outbreaks (HAGGIS 1986). Diese sind nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich begrenzt. Die schlüpfenden Imagines wandern zum offenbar weit überwiegenden Teil ab und können an anderen Orten wiederum neue Massenauftritte begründen.

Die Bildung von Outbreaks folgt einem Jahreszyklus. Nach den derzeitigen Vorstellungen überdauern Populationen in günstigen (dauerfeuchten) Biotopen. Solche wurden in Malawi, Ost- und Zentraltansania und an der Ostküste Kenias gefunden (TUCKER 1984 b, NYIRENDA 1985, MERRETT 1986). In der Regenzeit treten dann in weiten Gebieten Ostafrikas Massenvermehrungen auf. Diese verlagern sich im Verlauf der Saison generell weiter nach Norden, so daß die letzten Massenvermehrungen in Nordäthiopien oder im Jemen gefunden werden (HAGGIS l.c.)

Outbreaks sind zwar insofern lokal begrenzt, als die Grenze zwischen Fraßgebiet und nicht befallener Fläche ziemlich scharf ist. Immerhin kann das befallene Gebiet aber mehrere Hundert bis etliche Tausend Hektar umfassen, so daß für betroffene Landwirte ein erheblicher Schaden entstehen kann. Da die gesamte Raupenentwicklung innerhalb von nur wenigen Tagen abläuft, ist es für effektive Bekämpfungsmaßnahmen meist zu spät, wenn der Outbreak entdeckt wird, zumal die Raupen gewöhnlich erst bemerkt werden.

wenn sie die schwarze Färbung angenommen und damit bereits mehr als die Hälfte ihrer Entwicklung hinter sich haben. Nach dem Eingraben sind sie jedoch für die üblichen Bekämpfungsmittel nicht mehr erreichbar.

Aus wirtschaftlicher Sicht ist es daher wichtig, möglichst genaue Prognosen erarbeiten zu können, wann und wo mit Outbreaks zu rechnen ist (TUCKER et al. 1982, HAGGIS l.c.). In den betroffenen Gebieten sollte man dann die Outbreaks bereits im Frühstadium erkennen und bekämpfen. Zu diesem Zweck werden seit einigen Jahren von der Desert Locust Control Organization for Eastern Africa (DLCO-EA) sogenannte Forecasts erarbeitet. Die Zuverlässigkeit derartiger Prognosen hängt entscheidend von der Qualität der ihnen zugrunde liegenden Ausbreitungsmodelle ab.

A.1.3. Sehphysiologische Daten

Das Superpositionsauge von *S. exempta* wurde bereits ultrastrukturell untersucht (MEINECKE 1981). Neben einem ventralen und medianen Bereich mit "normalen", sternförmigen Rhabdomen hat es einen dorsalen Bereich mit annähernd quadratischen Rhabdomen, der morphologisch und physiologisch zur Polarisationserkennung geeignet erscheint (MEINECKE & LANGER 1982).

Nach elektrophysiologischen Untersuchungen ist die spektrale Empfindlichkeit vor allem im Grünbereich groß. Ein Bereich knapp halb so hoher Empfindlichkeit liegt im Ultraviolett. Die Rotempfindlichkeit reicht bis weiter als 700 nm, was als ungewöhnlich zu betrachten ist. Mikrospektrophotometrisch wurden vier unterschiedliche Sehfärbstoffe nachgewiesen; die Absorptionsmaxima der Farbstoffe liegen bei 355, 465, 515 und 560 nm (LANGER et al. 1979). Vermutlich ist das Komplexauge von *S. exempta* damit ein hochempfindlicher und sehr trennscharfer Farbdetektor.

A.2. Ziele der vorliegenden Arbeit

Es sollte versucht werden, Verbindungen zwischen den sehphysiologischen Daten einerseits und der Biologie des Falters andererseits herzustellen. Zu diesem Zweck wurde vor allem der Einfluß des optischen Systems auf verschiedene Verhaltensweisen untersucht.

Für derartige Untersuchungen ist *S. exempta* einerseits wenig geeignet, da der Falter relativ kurzlebig ist und damit u.a. keine Dressurversuche möglich sind. Andererseits ist es gerade für ein kurzlebige Tier, das in einer nur statistisch vorher-sagbaren Umwelt lebt, wichtig, *nicht* zu lernen (MANNING 1976). Die gezeigten Verhaltensweisen sollten daher relativ starr ablaufen und somit aussagekräftig sein.

Zusätzlich wurden einige histologische und einfache elektrophysiologische Untersuchungen an den Augen durchgeführt.

A.2.1. Attraktivität von Farblichtern

Es ist eine altbekannte Tatsache, daß "Motten" vom Licht angezogen werden. Sie wird seit etlichen Jahrzehnten benutzt, um für die verschiedensten Zwecke Nachtfalter zu fangen; sei es, um den Artenbestand in einem Gebiet faunistisch zu erfassen, um Daten zu ihrer Chorologie zu gewinnen oder um sie aus wirtschaftlichen Gründen zu vernichten.

Kürzere Wellenlängen, vor allem das nahe Ultraviolett, wirken besonders anziehend. Daher werden für die genannten Anwendungen seit mehr als 30 Jahren vorwiegend Lampentypen verwendet, die besonders viel Strahlung im ultravioletten Bereich aussenden.

Weniger klar ist, warum, auf welche Weise und aus welcher Entfernung die "Motten" zum Licht fliegen. Nach Beobachtungen am Leuchttuch wirken die Falter oft stark verhaltensgestört. Einige fliegen schnurgerade zum Tuch, landen darauf oder in seiner Nähe und gehen sofort in Ruhe-(Schlaf-)Stellung. Andere - meist die größere Zahl - fliegen ein Stück auf das Tuch zu, schlagen einige

Purzelbäume, landen dabei eventuell auf dem Rücken am Boden, starten erneut und gelangen schließlich ans Tuch, wo sie "ekstatisch" herumtoben (eigene Beobachtungen).

Nach einem plausiblen Modell resultiert die Anlockung indirekt aus einem Lichtrückenreflex. Diese Überlegung geht davon aus, daß es den Tieren möglich sei, eine quasistationäre Lichtquelle, etwa den Mond, in gewisser Weise zu fixieren. Sie versuchten also, das Bild des Mondes in immer den gleichen Ommatidien zu halten. Eine künstliche Lichtquelle würde ebenso behandelt. Da sie aber verhältnismäßig nah ist, würden ständig Kursänderungen anfallen. Diese wiederum brächten die Tiere schließlich ans Licht, wenn der ursprüngliche Winkel zwischen der Fortbewegungsrichtung des Tieres und der Lichtquelle kleiner als 90° war (vergl. z.B. WEBER & WEIDNER 1974).

Allerdings dürfte das Modell in dieser Form nur auf diejenigen Tiere anwendbar zu sein, die vielfach korrigierend und Purzelbäume schlagend zum Licht kommen. Die übrigen unangepaßten Verhaltensweisen, also etwa die scheinbare Tagruhe oder auch Verhaltensmuster aus dem Sexualbereich, lassen sich damit nicht erklären.

Demgegenüber ist wenig über den quantitativen Zusammenhang zwischen der spektralen Zusammensetzung der Strahlung einer Lichtquelle und ihrer Anziehungskraft bekannt. Zur Untersuchung dieses Zusammenhanges wurde das Anlockungsphänomen in dieser eingeschränkten Weise ausgenutzt. Im Blickpunkt stand dabei auch die Frage, ob *S. exempta* sich nur nach einem subjektiven Helligkeitsempfinden richtet oder ob sie unterschiedliche Spektralbereiche nach ihrer Farbe auswertet (auswerten kann). Das letztere erscheint möglich, da den Tieren vier Rezeptortypen mit unterschiedlichen Sehfärbstoffen zur Verfügung stehen und damit eine Verrechnung der Antworten mehrerer Rezeptoren zur Farbanalyse erfolgen könnte. Allerdings ist es ebenso vorstellbar, daß das extrem breite Absorptionsspektrum aller vier Rezeptortypen zusammen "lediglich" als hochempfindliches Hell/Dunkel-Empfangssystem genutzt wird.

A.2.2. Eiablage

In weiteren Versuchsreihen sollte ermittelt werden, ob und in welchem Ausmaß durch das optische System den Ablageort der Eier bestimmt wird. Das Ergebnis solcher Untersuchungen ist nicht von vornherein abzusehen, da die Remissionseigenschaften des Ablage-substrates nur eine von mehreren, durchaus unterschiedlichen Qualitäten darstellt und im Freiland wie im Labor stets eine Kombination von Merkmalen auftritt. Darüber hinaus legt die Lebensweise des Tieres die Vermutung nahe, daß dichteabhängige Faktoren das Ablageverhalten ebenfalls beeinflussen werden.

Im Freiland ist frisches, grünes Gras oder wachsendes Getreide ein bevorzugtes Ablagemedium (Poster: Tropical Development and Research Institute [TDRI] 1987). Gräser stellen ein weit verbreitetes Substrat mit hoher Flächendichte dar, d.h. im Regelfall müssen weder die Falter noch später die Raupen besondere Anstrengungen unternehmen, um geeignetes Futter zu finden. Zwei weitere Aspekte sind daneben jedoch bemerkenswert: Erstens scheint es nur selten - falls überhaupt - vorzukommen, daß Eier in großflächigen Krusten von mehr als 2 oder 3 Eilagen abgesetzt werden; das steht in einem gewissen Widerspruch zur Flächendichte an Tieren, die man bei einer Masseneinwanderung erwarten darf. Zweitens werden die Gelege vom Weibchen direkt nach der Ablage mit haarförmigen Schuppen vom Abdomenende bedeckt. Diese Afterwolle ist aber dunkelbraun-schwärzlich und damit nicht geeignet, die Gelege auf Grasblättern unauffälliger zu machen.

A.2.3. Flugreaktionen

S. exempta setzt seine hochentwickelten Komplexaugen sicher auch während des Fluges bei einer Vielzahl von Manövern ein. Hier sei auf das Vermeiden von Kollisionen und das Erkennen von Raupenfutterpflanzen oder von geeigneten Tagesverstecken hingewiesen.

Die wohl bemerkenswerteste Eigenschaft der Imagines von *S. exempta* ist die Fähigkeit, innerhalb einer kurzen Zeit von etwa 5 bis 7 Tagen Entfernungen zurückzulegen, die nach Hunderten von Kilometern messen (s. A.1.1.). Abgesehen von der rein physischen

Leistung interessiert hierbei, wie und in welchem Ausmaß der Flug gesteuert werden kann. Als Fernsinn kommt wohl nur das optische System in Frage, falls die Tiere nicht über einen Magnet- oder eine Art Mondkompaß verfügen, wie er gelegentlich für Noctuiden postuliert wurde (vergl. SOTTHIBANDHU & BAKER 1979, BAKER 1987).

Gegen einen Kompaß sprechen bereits die jahreszeitlichen Verläufe der Wanderungen. Die Kette der Outbreaks folgt in jedem Jahr einem bestimmten Schema, das am besten mit sich jahreszeitlich ändernden Windrichtungen korreliert (s. A.1.2.). Wahrscheinlich stellt der Wind das wichtigste Transportmedium dar. Damit bleibt jedoch die Frage ungeklärt, inwieweit die Möglichkeiten dieses Mediums ausgenutzt werden. Den Tieren bieten sich die Möglichkeiten, ihre eigenen Flugleistungen so einzusetzen, daß sie sich zu der Windleistung aufaddieren, einen Teil davon neutralisieren oder vorwiegend zu einer Querausbreitung führen.

Um einen ersten Überblick über die Reaktionen fliegender *S. exempta* auf optische Reize zu erhalten, wurden Versuche in unterschiedlichen Apparaturen durchgeführt. Im Prinzip handelte es sich immer um Reaktionen auf bewegte Muster; die Versuche unterschieden sich in der räumlichen Anordnung der Reize und im Grad der Rückkopplung.

B. Material und Methoden

B.1. Tiermaterial

B.1.1. Laborzucht

Die Ursprungstiere für den Zuchtansatz stammten aus Ostafrika (Kenia). Die Zuchtdurchführung war darauf ausgelegt, die Bedingungen im Freiland soweit wie möglich nachzuahmen. Da dies nicht in allen Punkten gelingen konnte, war allerdings nach einigen Generationen mit einem Laborstamm zu rechnen. Dieser wäre zwar gut an die Hälterungsbedingungen angepaßt, unterschiede sich ansonsten aber in vielleicht entscheidenden Punkten vom Wildtyp. Diese Sorge galt insbesondere den Reaktionsweisen der Falter, da es naturgemäß nicht möglich war, den Tieren Freiflüge über Hunderte Kilometer zu bieten. Durch die Zuchtbedingungen würde daher auf einen mehr spinnerhaften Typus hin selektiert, der auf eine lebhaftere Reaktion auf Umweltparameter generell weitgehend verzichtete (vergl. E.7.). Um diesem Effekt entgegenzuwirken, wurde der Zuchtstamm regelmäßig, etwa einmal jährlich, mit Freilandtieren aus Kenia aufgefrischt.

Die Raupen wurden in großen, etwa 30 Liter fassenden, weißen, rechteckigen Kunststoffwannen gehalten. In diese Wannen wurden je 1 bis 2 Pflanzschalen von etwa 20 x 20 cm² gestellt, in denen ein dichter Rasen aus Weizenkeimen wuchs. Diese Anordnung hatte mehrere praktische Vorteile. Vor allem konnte die Wuchshöhe des Weizens dem Raupenstadium angepaßt werden. So war es möglich, frisch geschlüpften Eilarven etwa 1 cm hohe Keimlinge anzubieten, auf denen sie sich gut verteilen konnten. Während der zunächst noch langsamen Raupenentwicklung wuchsen die Keime weiter. Damit stand den Raupen die gesamte Zeit über stets frisches Futter zur Verfügung. Erwachsene Raupen bekamen dagegen Weizenpflanzen, die bereits mehr oder weniger alle Reservestoffe aus den Samen entnommen hatten, also etwa 15 bis 20 cm hoch waren. Frische Schalen wurden einfach neben abgefressene gestellt; die Raupen konnten daher zwanglos überwechseln, ohne daß sie manipuliert werden mußten. Bevor die Raupen die Verpuppungsreife erreichten, wurde der Boden der Wannen etwa 5 cm hoch mit grobem Sägemehl bedeckt,

das einerseits eventuelles Kondenswasser abfing und den Tieren andererseits als Verpuppungssubstrat diente. Die Wannen wurden nicht abgedeckt, um die Luftfeuchte nicht zu stark ansteigen zu lassen.

Die Puppen wurden etwa eine Woche nach dem Verschwinden der Raupen im Sägemehl ausgesiebt und bis zum Schlupf auf feuchtem Sägemehl aufbewahrt.

Die Falter wurden nach dem Schlüpfen in stoffbespannte Holzrahmenkäfige überführt, die bei rechteckiger Form Außenmaße von etwa 40 x 30 x 30 cm³ hatten. Ihnen wurde Wasser *ad libitum*, aber darüber hinaus keine Nahrung angeboten. Dies hatte vorwiegend praktische Gründe, da zuckerhaltige Lösungen sehr rasch schimmelten oder in Gärung übergingen. Außerdem kann eine Kohlenhydrataufnahme zwar die Gesamt-Lebensdauer erhöhen, hat aber wenig Einfluß z.B. auf die insgesamt produzierte Eimenge (GUNN & GATEHOUSE 1985). Eine ausreichende Wasserversorgung ist hingegen für die Tiere unerlässlich. Als Tagesverstecke wurden ihnen zieharmonikaartig gefaltete Einmal-Papierhandtücher geboten. Auf diesen Papieren wurde auch ein größerer Teil der Eier abgelegt. Um die Ablagefreudigkeit zu erhöhen, wurden als olfaktorisches Stimulans zumeist einige Grasblätter in oder auf die Käfige gelegt.

Um während möglichst langer Zeiträume Versuchstiere zur Verfügung zu haben, wurden bis zu drei Stämme so zeitversetzt gehalten, daß sie in ihrer Entwicklung etwa ein Drittel einer Generationendauer auseinander lagen. Auf diese Weise wurde gleichzeitig das Risiko inzuchtbedingter Zusammenbrüche auf einem geringeren Niveau gehalten.

Bei dieser Zuchtweise lebten die Raupen etwa unter Bedingungen, wie sie in Outbreaks vorherrschen. Sie bekamen frühzeitig Kontakt zu Artgenossen (s. A.1.1.) und entwickelten sich zu 100% zu der dunklen Massenform. Sie waren also mattschwarz gefärbt mit einigen gelblichen und weißlichen Längsstreifen, sehr lebhaft und beweglich und reagierten auf Störungen durch heftiges Schlagen mit dem Vorderkörper.

Für Kontrollversuche wurden insgesamt einige Hundert Tiere in Einzelhaltung gezogen. Die Jungraupen wurden dabei in Plastik-Petrischalen gehalten, erwachsene Raupen in 125-ml-Fleischsalatdosen. Gefüttert wurde mit Weizenblättern. Die Tiere entwickelten sich dann zu der grünen, trügen Solitärform. - Gelegentlich gelangten die winzigen Eilarven von *S. littoralis* in die Zuchtgefäße von *S. exempta*. Auch Angehörige dieser nahe verwandten Art können, wie sich dabei zeigte, die Umwandlung zur dunklen Form fördern.

Zwischen der grünen und der schwarzen Raupenform sind noch eine ganze Palette von Übergangsformen möglich, wobei einzelne Körperregionen mehr oder weniger unabhängig voneinander zur Verdunklung neigen. Derartige Formen treten im Freiland offenbar zahlenmäßig stark hinter den entweder rein grünen oder schwarzen Formen zurück (s. A.1.1.). Möglicherweise werden sie oft nicht als zu *S. exempta* gehörig erkannt; mit den gängigen Bestimmungsschlüsseln sind sie jedenfalls nicht eindeutig zu erfassen (BLAIR 1974, BROWN & DEWHURST 1975). Ihr physiologischer Status hinsichtlich der Wanderfreudigkeit der Imagines ist noch nicht untersucht worden.

Die Zuchten wurden in einem geheizten, aber nicht temperaturgeregelten Raum bei durchschnittlich 25°C (Maximum über 30°C) durchgeführt. Infolge des normalen Temperaturganges waren u.a. auch die Schlupfzeiten der Falter gut geregelt. In Thermostategesteuerten Räumen verliert sich die Regelmäßigkeit (W.W. PAGE, pers. Mitt.). Die Tageslänge wurde für die Raupen nicht geregelt; lediglich ab dem Puppenstadium wurde bei Bedarf ein gegenüber der Normalzeit um 12 Stunden verschobener 12h:12d-Rhythmus (12 Stunden hell, 12 Stunden dunkel) eingerichtet. Als Tropentier reagiert *S. exempta* nicht mit Diapause auf unterschiedliche Tageslängen. Der naturnahe Rhythmus wurde nur deshalb geboten, um die Tiere auf ein einheitliches und vorhersagbares Aktivitätsniveau zu bringen.

B.1.2. Viren

Sowohl im Freiland wie auch in Laborzuchten treten gelegentlich Viruserkrankungen auf, die u.U. zum völligen Zusammenbruch der Population führen können (BROWN & SWAINE 1965, ODINDO 1977, 1983). Bei dem gefährlichsten Virus handelt es sich um ein Mitglied der Kernpolyeder-Gruppe. Diese stäbchenförmigen Viren zeichnen sich durch eine doppelte Membran um ihren doppelten DNS-Strang aus sowie dadurch, daß sie gewöhnlich zu vielen in eine gemeinsame, bereits lichtmikroskopisch sichtbare Proteinhülle verpackt sind (KRIEG 1974) (Abb. 2). Befallene Raupen entwickeln sich meist bis wenige Tage vor der Verpuppung äußerlich normal. Dann setzt ein rapider Zerfall der inneren Organe ein; schließlich werden auch Epithelzellen zerstört, die Raupe reißt an einer beliebigen Stelle auf und die Virus-Suspension läuft aus. Da die Raupen selbst in diesem Stadium noch nicht völlig bewegungsunfähig sind, verschmieren sie die polyederhaltige Flüssigkeit noch über eine gewisse Fläche. Die Polyederpartikel bleiben längere Zeit infektiös und können von anderen Raupen mit der Nahrung aufgenommen werden. In deren Darm wird die Polyederhülle durch die Verdauungsenzyme zerstört und die Viren freigesetzt. Das Virus wird in die Raupe eingeschleust, indem seine äußere Membran mit der Zellmembran einer Darmepithelzelle verschmilzt. Mit Hilfe seiner inneren Membran gelangt es anschließend auf die gleiche Weise in den Zellkern, wo es zur Bildung neuer Polyeder kommt (Kernpolyeder). Verglichen mit diesem Virus sind die meisten übrigen pathogenen Viren (etwa Darm-(Cytoplasma-)polyeder) nahezu bedeutungslos.

Vor 1986 war die Bochumer Laborzucht offenbar virusfrei; die Verluste vom Ei bis zur Imago beliefen sich auf 10 bis 15%, was ein vorzügliches Ergebnis ist. Im Frühjahr 1986 wurden infolge eines Versehens während meiner Abwesenheit Viren mit Freilandmaterial in die Zuchtstämme eingeschleppt. Dies führte rasch zu einem fast völligen Zusammenbruch der Bestände, von dem sie sich bis zur Beendigung der Experimente nicht wieder erholten. Davon blieb selbstverständlich die Durchführbarkeit verschiedener Versuche nicht unberührt. Andererseits ist eine Virusbelastung auch im Freiland nichts Ungewöhnliches und hat damit zumindest keinen Artefaktcharakter.

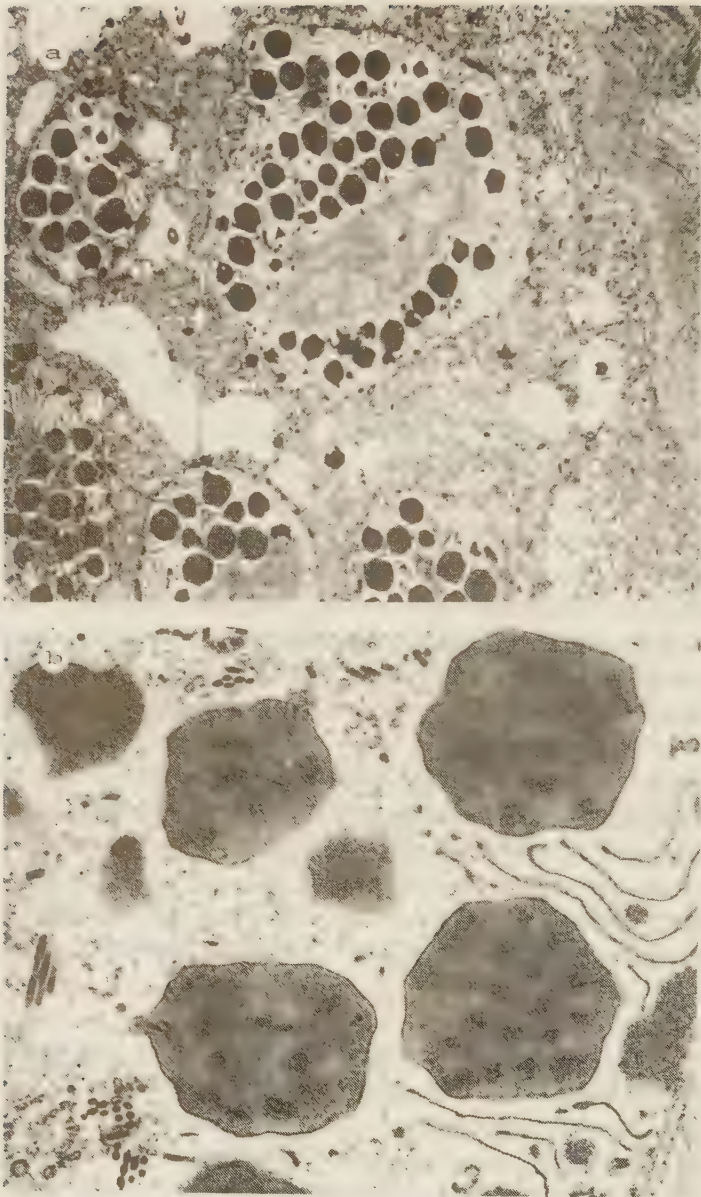


Abb. 2 Kernpolyederviren aus *S. exempta*

- a) Übersicht: mehrere, stark geschädigte Zellen, in den Kernen polygonale Einschlusskörper;
- b) in den Polyedern und z.T. noch frei im Kernplasma stäbchenförmige Viruspartikel, z.T. in Bündeln zusammengefaßt

Vergrößerung: a) ca. 5.600 x 1, b) ca. 28.000 x 1

EM-Aufnahmen: Dr. F. Anton-Erxleben

In einigen Labors ist es üblich, Eier oder sogar Puppen von *S. exempta* äußerlich mit Natriumhypochlorit-Lösungen zu desinfizieren (BROWN & SWAINE l.c., GATEHOUSE, pers. Mitt., TDRI, interne Hälterungsanweisung). Auf derartige Kuren wurde grundsätzlich verzichtet. Die Behandlung ist für die Tiere nicht ungefährlich, und es können Verluste auftreten. Vor allem aber ist sie nahezu wirkungslos (GATEHOUSE pers. Mitt., ROSE, pers. Mitt.). Der Grund dafür ist darin zu suchen, daß auch äußerlich gesund erscheinende Falter Virusträger sein und diese vertikal *per ovo* in die nächste Generation einbringen können (KRIEG 1974).

Die einzige, relativ wirksame Behandlung erkrankter Raupen bestand darin, sie einer Wärmestrahlung auszusetzen. Wärmebehandlung kann den Ausbruch einer Virose verhindern (KRIEG 1974). Nach Freilandbeobachtungen läßt *S. exempta* Gras im Schatten unter Bäumen oder Büschen selbst dann unberührt, wenn die Vorräte auf den besonnten Flächen aufgebraucht sind (PAGE, pers. Mitt.). Eventuell dient die schwarze Färbung von Raupen in einem Outbreak daher auch dazu, die Körpertemperatur anzuheben, um den Ausbruch einer Polyedrose zu verhindern, obwohl die Kontakthäufigkeit zu anderen Tieren (und damit zu potentiellen Virusüberträgern) hoch ist.

Die Erwartung, die Tiere würden im Laufe einiger Generationen eine gewisse Resistenz gegenüber den Viren erlangen, trog. Die Verluste betrugen über mehr als 10 Generationen hinweg stets mehr als 90% (vergl. PERSSON 1981).

Interessanterweise war das Polyedervirus sehr streng art-spezifisch. Sehr oft gelangten junge *S. littoralis*-Raupen in die *S. exempta*-Zuchtansätze. In allen Fällen blieben sie völlig unbehelligt und entwickelten sich normal, selbst wenn sie direkt an verendeten *S. exempta*-Raupen fraßen (vergl. HARRAP et al. 1977). Dieses Verhalten tritt bei *S. littoralis* infolge einer gewissen Neigung zum Kannibalismus häufiger auf, hat in diesem speziellen Fall aber noch andere Gründe: Beim Aufplatzen der Raupen wird Darminhalt frei. Dieser wirkt auf andere Raupen in hohem Maße attraktiv; auch *S. exempta*-Raupen fressen eifrig daran. Dieser Effekt trägt zu einer raschen horizontalen Ausbreitung der Virose bei.

B.1.3. Freilandtiere

Ein Teil der Experimente wurde als Feldversuche in Kenia durchgeführt. Die dazu benötigten Tiere wurden entweder als Raupen oder direkt als Falter im Freiland eingesammelt.

Die verwendeten Tiere stammten aus der Umgebung von Kisumu (am Ostufer des Victoriasees), von Muguga (rund 25 km nördlich von Nairobi) und aus der Umgebung von Kajiado (etwa 60 km südlich von Nairobi).

B.2. Freilandversuche

Freiland-Versuche wurden von März bis Mai 1987 in Olorgesailie durchgeführt. Dieser Ort liegt etwa 60 km südwestlich von Nairobi (Kenya) am Fuß des gleichnamigen (erloschenen) Vulkans im Rift Valley ($36^{\circ}27'E$, $1^{\circ}40'S$; Abb. 3). Es handelt sich um eine der bedeutendsten Fundstätten für Steinwerkzeuge aus der Acheuléen-Epoche. Das Gelände, ein ehemaliger Seeboden, ist sehr flach und locker mit niedrigen Büschen sowie wenigen Bäumen von max. etwa 5 m Höhe bedeckt. Im Osten befindet sich der Osthang des Rift in etwa 20 km, im Westen der Westhang in rund 50 km Entfernung; im Norden und Süden gibt es keine Begrenzung durch Höhenzüge. Bis zum Horizont war nachts kein stationäres Kunstlicht zu entdecken. Die nächsten Petroleumlampen befanden sich in rund 3 km Entfernung; sie waren unregelmäßig und pro Tag nur wenige Stunden in Betrieb. Bei bedecktem Himmel war allerdings der Widerschein der Beleuchtung Nairobis im Nordosten hinter dem Höhenzug der Ngong Hills schwach zu erkennen. Gelegentliche Autoscheinwerfer dürften die Versuche nicht beeinflusst haben, ebenso wenig natürliche, bewegliche Lichtquellen wie Gewitter oder Buschfeuer. Insbesondere das Fehlen von Störlicht kennzeichnete Olorgesailie als nahezu idealen Ort für die Ablageversuche.



Abb. 3 Versuchsgelände bei Olorgesailie (Kenia; $36^{\circ}27'E$, $1^{\circ}40'S$)

- a) ebene Landschaft am Fuß des gleichnamigen Vulkans;
- b) Geländefahrzeug mit Kuppel für Eiablageversuche

B.3. Histologische Verfahren

Die Hauptschwierigkeit bei der histologischen Untersuchung von Insektenaugen ist das Problem der Fixierung. Dies gilt insbesondere für Superpositionsaugen, deren Ommatidien wie die Saiten einer Harfe zwischen Cornea und Lamina aufgespannt sind. Schon beim Halbieren des Kopfes löst sich diese mechanische Spannung, und die Präparate liefern Längsschnitte, auf denen die Ommatidien sichelförmig erscheinen. Dabei bildet das Rhabdom den Griff der Sichel, während sich von seiner Spitze der Kristallfaden und die sekundären Pigmentzellen in weiten Bögen zu den Kristallkegeln schwingen.

Läßt man dagegen den Augen-Gehirn-Komplex während der Fixierung intakt, erweist sich die chitinige Umhüllung des Auges als Diffusionshindernis. Allerdings spielte dieser Effekt in diesem Fall insofern eine untergeordnete Rolle, als keine elektronenoptische Untersuchung geplant war und damit die Ansprüche an die Fixierung etwas geringer sein konnten; allerdings sollten die Ommatidien möglichst gestreckt bleiben. Ferner sollte sie im Freiland anwendbar sein, um die Grundlage für Versuche zum Aktivitätsbeginn zu bilden (s. B.5.).

Nach Vorversuchen arbeiteten gewöhnliche Fixierungsgemische aus Clutartaldehyd und Formaldehyd zu langsam. Gefriersubstitution und Hitzefixierung lieferten gute bzw. brauchbare Resultate, sind aber nicht im Freiland anwendbar.

Zufriedenstellende Ergebnisse wurden schließlich mit einem Gemisch aus Glutaraldehyd (4%), Acrolein (6%) und Dimethylsulfoxid (DMSO, 10%) in Cacodylatpuffer (0,1 m, pH 7,2) erzielt. Die Präparate wurden ca. 3 Stunden bei Umgebungstemperatur in diesem Gemisch vor- und mehrere Stunden bei ca. 4°C in 1% Osmiumtetroxid nachfixiert. Anschließend wurden sie in Äthanol entwässert. Nach einer Aceton-Zwischenstufe wurden sie in Epoxydharz (nach SPURR 1969, aus MEINECKE 1981) eingebettet. Im Freiland fixierte Präparate wurden bis zur Einbettung in 70% Äthanol im Kühlschrank aufbewahrt.

Von den Präparaten wurden auf einem Reichert Om U2 etwa 0,5 μm starke Semidünnschnitte angefertigt, die anschließend im Phasenkontrast untersucht wurden.

Die Schrumpfung der Präparate wurde bei den Messungen nicht berücksichtigt. Dies scheint hier berechtigt, da Chitin nicht schrumpft und das Auge insgesamt von einer Chitinhülle umgeben ist, in der die stark wasserhaltigen Teile aufgespannt sind.

B.4. Elektrophysiologie

Auf der Welle eines einfachen Elektromotors saß eine kreisförmige Plastikscheibe, aus der ein oder mehrere Sektorenabschnitte herausgesägt worden waren, so daß sie an diesen Stellen jetzt Fenster aufwies. Diese Sektorenscheibe drehte sich vor dem Lichtstrahl einer Mikroskoplampe und modulierte so deren Lichtfluß. Der Motor war in seiner Drehzahl regelbar. Die Helligkeit der Lampe wäre durch Variieren der Lampenspannung gleichfalls regelbar, damit wäre jedoch eine Änderung der spektralen Zusammensetzung des emittierten Lichts verbunden gewesen. Stattdessen wurde die Lichtintensität mit Neutralgraufiltern verändert. Sektorenscheibe und Lampe befanden sich in einem Metallgehäuse; für die Versuche wurde es mit Pappe und Klebeband so abgedichtet, daß kein Streulicht nach außen drang.

Die Reizlichtintensitäten wurden in lux gemessen. Das ist hier grundsätzlich zulässig, da es sich um Weißlicht aus einer Glühfadenlampe handelte.

Auf einen Koaxialstecker waren zwei Metallelektroden aufgelötet. Die eine (indifferente) Elektrode hatte die Form einer etwas dickeren Nadel; die andere (differente) bestand aus einem Stück feinen, blanken (nicht chlorierten) Silberdrahtes. Der abgetrennte Kopf einesalters wurde nun auf die indifferente Elektrode gesteckt, die am Hinterhauptsloch in ihn eindrang und deren Spitze vorn etwa am Rüsselansatz wieder herauskam. Damit war das Präparat gleichzeitig fixiert. Die Cornea wurde mit einer feinen Insektennadel vorsichtig punktiert und die differente Elektrode so gebogen, daß sie, ins Auge eingeführt, eine möglichst kurze

Strecke innerhalb der Cornea mechanisch zur Ruhe kam.

Das Ganze war zum Schutz vor mechanischen Störungen in einem Plexiglasröhrchen untergebracht. In diesem Röhrchen befand sich außerdem eine kleine Photozelle, deren Signal über einen zweiten Koaxialstecker nach außen geführt wurde.

Für Ganztierpräparate wurde eine spannbrettähnliche Plexiglashalterung verwendet, in der das Tier so festgelegt wurde, daß es sich, insbesondere den Kopf, nicht bewegen konnte. Der Körper des Tieres lag in einer Rinne, seine Flügel waren links und rechts mit Klebstreifen befestigt. Das vordere Ende der Rinne war durch ein Plastikplättchen verschlossen, in dessen Mitte ein schmaler Schlitz verlief. Das Tier wurde so in die Rinne gesetzt, daß der Kopfstiel in diesem Schlitz lag; der Kopf befand sich damit auf der anderen Seite des Plättchens. Auf dieser Seite war wiederum ein Koaxialstecker fest eingebaut, an dessen Polen zwei (blanke) Silberdrahtelektroden angelötet waren. Der dickere der beiden Drähte diente als indifferente, der dünnere als differente Elektrode. Die indifferente Elektrode wurde möglichst weit von der differenten entfernt in den Kopf eingeführt, die differente in der gleichen Weise wie oben beschrieben festgelegt. Diese Anordnung hatte den Vorteil, daß die Präparate einige Stunden lang brauchbar blieben. Die Präparation erfolgte bei schwachem Weißlicht.

Vor den Messungen wurden die Präparate mindestens fünf Minuten bei 50% der jeweiligen Reizlichtintensität "adaptiert". Gemessen wurde von der niedrigsten Lichtstärke an aufwärts, da (zumindest von den Kopfpräparaten) zu erwarten war, daß mit zunehmender Reizlichtintensität die Schirmpigmente in die Hellstellung wandern und dort bleiben würden.

Die aus der Sektorenscheibe herausgesägten Stücke waren gleich breit, die Breite der dazwischen übriggebliebenen Stege war jedoch davon verschieden. Möglicherweise beeinflusste diese Tatsache die absolute Größe der Meßwerte. Auf die Relation der Meßwerte zueinander sollte sie sich jedoch nicht auswirken.

Die Signale wurden vom Präparat direkt auf einen Speicher-Oszillographen geleitet und am Bildschirm ausgemessen. Ausgewertet wurde die Größe des Elektroretinogramms (ERG) in mV. Als Verschmelzungsfrequenz wurde diejenige Reizfrequenz definiert, bei der das Potential entweder keine Phasenbeziehung zum Reiz mehr aufwies oder im Hintergrundrauschen verschwand. Damit repräsentiert der Meßwert tatsächlich eine untere Grenze für die reale Verschmelzungsfrequenz, die also nicht tiefer liegen kann, möglicherweise aber höher liegt.

Die am Ort des Präparats gemessene Reizlichtintensität entspricht nicht der Lichtstärke, die die Rezeptoren erreicht, da abhängig von der Geometrie der Anordnung ein mehr oder weniger großer Teil des Lichts von Schirmpigment absorbiert wird. Dies beeinträchtigt die Meßgenauigkeit. Um die Größenordnung dieses Fehlers abschätzen zu können, wurden Vergleichsmessungen an einer gelbäugigen Mutante der nahe verwandten Art *S. littoralis* durchgeführt. Diese Mutante besitzt keine Schirmpigmente aus der Gruppe der Ommochrome mehr, woraus die gelbliche Farbe der Komplexaugen resultiert. Damit gelangt ein wesentlich größerer Teil des einfallenden Lichts auch dann bis zu den Rezeptoren, wenn seine Einfallsrichtung von der Ommatidien-Längsrichtung erheblich abweicht.

B.5. Aktivitätsbeginn der Falter

Die Versuche wurden vom 13. bis 19.5.1987 in Olorgesailie (Kenia) durchgeführt (s. B.2.). Es wurden ausschließlich Tiere verwendet, die in der Nacht zuvor geschlüpft waren. Von diesen Tieren kann man annehmen, daß sie am Versuchsabend Wanderflüge unternommen hätten.

Die Tiere wurden einzeln in durchsichtige, zylinderförmige Kunststoffdosen (Durchmesser ca. 3 cm, Länge ca. 10 cm) mit luftdurchlässigem Schaumstoffstopfen gesetzt. Eine Anzahl Röhrchen wurde im Inneren einer geräumigen Strohhütte untergebracht und waren nur mehrfach reflektiertem Streulicht ausgesetzt ("Dunkeltiere"). Eine gleiche Anzahl Röhrchen wurde an der Ostseite der Hütte so aufgestellt, daß sie zwar nicht von direktem Sonnen-

licht getroffen werden konnten, aber das Gesichtsfeld der Tiere auf einer Fläche von vertikal etwa 80° und horizontal etwa 180° von freiem Himmel eingenommen wurde ("Helltiere"). Die Röhrchen hatten untereinander einen Abstand von etwa 10 cm.

Die Umgebungshelligkeit wurde mit einem Luxmeter (Lichtmeßtechnik LMT B350 B) gemessen. Die Zahlen sind nicht als Absolut-, sondern als Relativwerte zu betrachten, da die Meßcharakteristik des Sensors eine einheitliche Meßfläche erfordert hätte. Allerdings sind Relativwerte für die hier zu treffenden Aussagen völlig ausreichend.

Als Kriterium für den Aktivitätsbeginn wurde das Vorziehen der Antennen aus der Ruhelage (seitlich nach hinten unter den Flügeln) nach vorn gewertet. Der Zeitpunkt des Aktivitätsbeginns und das Geschlecht des Tieres wurden notiert. Die Hell- und die Dunkeltiergruppen enthielten je gleiche Zahlen von Männchen und Weibchen.

Die Tiere wurden unmittelbar nach Aktivitätsbeginn dekapiert und die Köpfe direkt in ein Fixierungsgemisch überführt. Nach etwa 3 Stunden wurden sie mit Puffer gewaschen und bis zum nächsten Morgen darin aufbewahrt. Anschließend wurden sie bei 4°C mehrere Stunden mit OsO_4 nachfixiert und nach einer Zwischenstufe (35%) in 70% Äthanol überführt, in dem sie bis zur Einbettung mehrere Wochen - davon die meiste Zeit bei 4°C - blieben (s. B.3.).

B.6. Attraktivität von Farblichtern

Der Versuchsaufbau war darauf angelegt, den Tieren eine Wahl zwischen zwei Lichtern zu ermöglichen, die sich nur durch die ausgestrahlten Wellenlängen und ihre Helligkeiten unterschieden. Die zugrunde liegende Überlegung geht davon aus, daß sich die Tiere sowohl im Rahmen ihrer spontanen Aktivität als auch dann, wenn sie von anderen aufgescheucht wurden, in positiver Phototaxis zu demjenigen Licht hin orientieren, das ihnen anziehender erscheint. Das im ersten Versuch jeweils attraktivere der beiden Lichter wurde in einer anschließenden Versuchsreihe mit Graufil-

tern von Versuch zu Versuch stufenweise solange abgeschwächt, bis das zweite Licht anziehender wurde (oder bis sich ein nicht mehr sinnvolles Verhältnis der Quantenflüsse ergab).

Die Tiere befanden sich während des Versuchs in einer Plexiglas-Halbkugel von 70 cm ϕ (Abb. 4). Der Boden dieser Kuppel war mit weißem Filterpapier bedeckt, das im untersuchten Wellenlängenbereich alle Farben gleichmäßig gut reflektierte ($\approx 70\%$, s. B.7.2., Abb. 15 a: w). Zentral in der Mitte des Bodens befand sich eine Öffnung (2 cm ϕ), durch die die Tiere eingebracht wurden. Sie war während des Versuchs mit einem Drahtgazegitter verschlossen.

Als Lichtquellen dienten im "sichtbaren" Bereich (hier 390-700 nm) zwei Mikroskoplampen mit Kollektorlinsen, die mit einer Speisespannung von 3 V= betrieben wurden. Für den nahen UV-Bereich wurde eine superaktinische Leuchstoffröhre verwendet, die sich in einem bis auf die Austrittsöffnung lichtdichten Holzgehäuse befand und deren Licht durch einen Quarzkollektor in ähnlicher Weise gebündelt wurde wie das der Mikroskoplampen. Durch die Kühlöffnungen in den Metallgehäusen der Mikroskoplampen drang Licht nach außen. Da sich vor der Austrittsöffnung eine kreisförmige Blende aus schwarzer Pappe befand (30 cm ϕ), traf dieses Licht aber nicht direkt die Kuppel, sondern trat nur als Streulicht in Erscheinung, das zudem in allen Fällen, in denen zwei dieser Lampen Verwendung fanden, symmetrisch verteilt war. Außer den Reizlichtern befand sich keine Lichtquelle im Versuchsraum.

Die Austrittsöffnung der Lampen (2 cm ϕ) befand sich in etwa 65 cm horizontalem Abstand vom Kuppelmittelpunkt und in 30 cm Höhe über dem Kuppelboden, so daß sie von der Kuppel aus unter einem Winkel von minimal $1,6^\circ$ und maximal $3,2^\circ$ erschien und sich vom Kuppelmittelpunkt aus gesehen 25° über dem Boden befand (zum Vergleich: der Vollmond hat von der Erde aus einen (konstanten) Winkeldurchmesser von etwa $0,5^\circ$ (HERRMANN 1974)).

Die Kollektorlinsen waren so eingestellt und die Lampen derart ausgerichtet, daß jede von ihnen einen rundlichen Lichtfleck in die Mitte des Kuppelbodens warf.

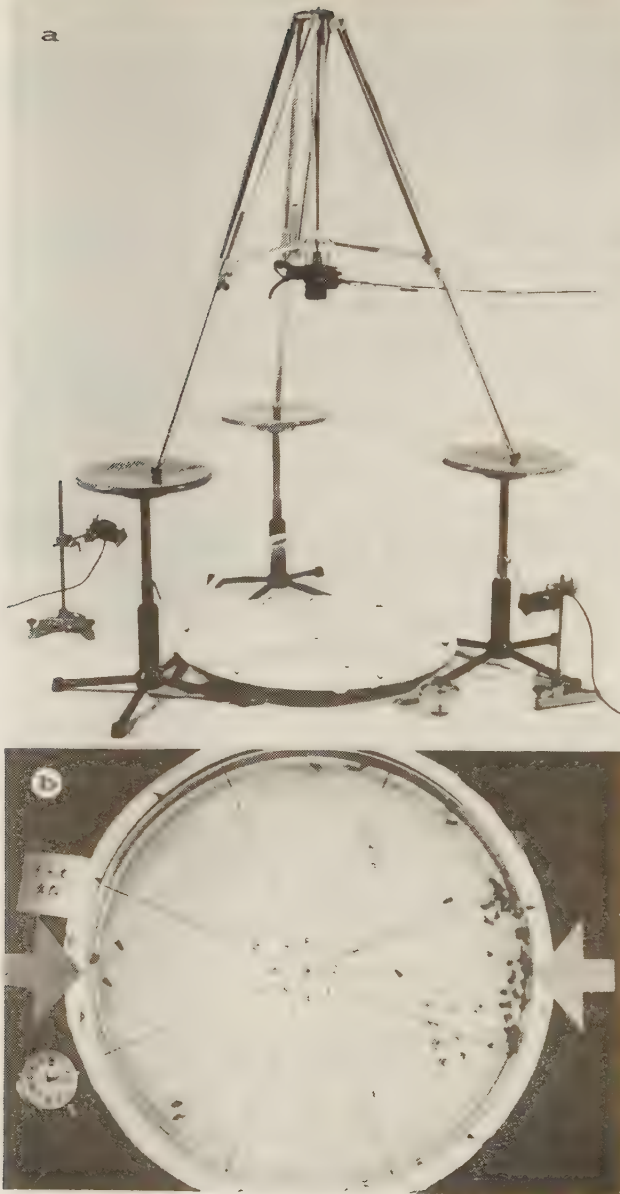


Abb. 4 Versuchsaufbau: Attraktivität von Farblichtern

a) Gesamtansicht: unten halbkugelige Plexiglaskuppel mit Versuchstieren, 2 Mikroskoplampen mit Interferenz-Linienfiltern, oben automatische Kleinbildkamera;
 b) Beispielfoto und Auswerteschema: Farblicht 1 (435 nm): Pfeil von rechts; Farblicht 2 (535 nm): Pfeil von links; absolutes Intensitätsverhältnis 1:1,13.
 - Der Kuppelboden wird in 8 gleiche Sektoren aufgeteilt, die Tiere innerhalb jedes Sektors gezählt und in Prozent der Summe aller Tiere auf dem Foto dargestellt

Zur Erzeugung monochromatischer Lichter wurden vor den Austrittspupillen Interferenz-Linienfilter (Schott) befestigt. Die maximale Transmission der verwendeten Filter lag bei 329, 348, 395, 435, 473, 488, 514, 535, 570, 604, 615, 649, 678 und 707 nm. Die Halbwertsbreiten der Filter betrugen etwa 10, nur ausnahmsweise (435 nm) 20 nm; die maximale Transmission lag bei 329 und 348 nm um 30, sonst zwischen 40 und 50%. Die mit den verwendeten Lampen und Filtern erreichten Quantenflüsse sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Nach zusätzlich durchgeführten Extinktionsmessungen war die Durchlässigkeit für Störwellenlängen (etwa Harmonische) in allen Fällen zumindest deutlich kleiner als 1% des Maximums.

Tabelle 1: Quantenflüsse

nm	Mikroskoplampe $\mu\text{W}/\text{cm}^2$	UV-Röhre $\mu\text{W}/\text{cm}^2$	QFa [435]	QFb [535]
329	-	0,5	0,8	0,07
348	-	2,0	3,2	0,28
395	0,5	-	0,8	0,07
435	0,6	-	1	0,09
473	2,5	-	4,0	0,35
488	3,7	-	5,8	0,51
514	5,7	-	9,1	0,80
535	7,1	-	11,3	1
570	8,3	-	13,1	1,16
604	10,5	-	16,7	1,48
615	12,3	-	19,5	1,73
649	14,9	-	23,6	2,09
678	17,5	-	27,7	2,46
707	19,9	-	31,5	2,79

QFa: rel. Quantenfluß bezogen auf 435 nm

QFb: rel. Quantenfluß bezogen auf 535 nm

Im Ultraviolett begannen schließlich Staubkörner und die Papierunterlage zu fluoreszieren, was die Reizsituation grundlegend veränderte und den nutzbaren Bereich zu den kurzen Wellenlängen hin begrenzte.

Aus naheliegenden Gründen konnten nicht sämtliche Wellenlängen-Kombinationen getestet werden. Stattdessen wurden zwei parallele Versuchsreihen durchgeführt, bei denen jeweils eine Wellenlänge als Referenzlicht beibehalten und die anderen dagegen getestet wurden. Als Referenz-Wellenlängen fungierten 435 und 535 nm. Diese beiden hatten den Vorteil, mehr als nur einen Rezeptortyp anzusprechen (HAMDORF 1979; s. D.6.) und auf diese Weise nicht zu einer selektiven Verringerung des Sehfärbstoffgehaltes eines einzelnen Rezeptortyps zu führen. Die getesteten Wellenlängen-Kombinationen sind in Tabelle 2 aufgeführt.

Tab. 2: Wellenlängen-Kombinationen

Referenz- wellenlänge [nm]	Vergleichs- wellenlänge [nm]	Referenz- wellenlänge [nm]	Vergleichs- wellenlänge [nm]
435 -	329	535 -	348
	348		395
	395		435
	473		473
	488		488
	517		517
	535		570
	604		604
	649		649
	678		707

Die Versuche wurden mit möglichst gleichen Tierzahlen (etwa 40 bis 45 Tiere) durchgeführt. Dies war notwendig, weil die Gesamt-Aktivitätsrate von der Zahl der eingesetzten Tiere insofern abhängt, als sich die Tiere gegenseitig stören bzw. aufscheuchen. Ruhende Tiere oder solche, die etwa mit der Eiablage beschäftigt sind, befinden sich aber in einer anderen Motivationslage als die, die eine Flucht- oder allgemein Starttendenz haben. Es ist jedoch wichtig, daß in allen Versuchen möglichst viele Tiere eine gleichartige "Motivation" aufweisen. Aus dem gleichen Grunde wurden möglichst gleichaltrige, junge Tiere eingesetzt. Dies ließ sich allerdings aus technischen Gründen nicht konsequent durchhalten.

Möglicherweise verhalten sich Männchen und Weibchen bei solchen Versuchen nicht gleich. Um dies zu testen, wurden einige Versuche ausschließlich mit Männchen bzw. Weibchen durchgeführt.

Während der Versuche hatten die Tiere keine Möglichkeit, Nahrung oder Wasser aufzunehmen.

Um eventuelle Einflüsse der Tages-(oder vielmehr Nacht-)zeit erkennen zu können, liefen alle Versuche über eine ganze Nacht.

Beim Befüllen der Kuppel stand diese aus technischen Gründen schräg. Dabei gelangte ein (passiver) Teil der Tiere nach jeweils "unten" und ein anderer (aktiverer) Teil nach "oben". So entstand eine oben-unten-Achse, in deren Bereich sich vor Versuchsbeginn besonders viele Tiere aufhielten. Es wurde darauf geachtet, daß diese Achse senkrecht zur späteren Licht-1-Licht-2-Achse des Versuchs verlief.

Die Verteilung der Tiere innerhalb der Kuppel wurde in etwa halbstündigen Abständen mittels einer automatischen Kleinbildkamera erfaßt. Die Kamera war mit einem Weitwinkel-Objektiv (28 mm) bestückt, da die Ansicht der Kuppel bei dieser Brennweite den kleinsten toten Winkel zeigte. Die Kamera war an einem dreibeinigen Stativ senkrecht über der Kuppel befestigt.

Das für die Aufnahmen nötige Licht lieferte ein kleines Elektronenblitzgerät, das sich direkt im Zubehörschuh der Kamera befand. Auf diese Weise führte der Blitz nur zu einem einzigen Reflex auf der Kuppel, der sich zudem auf ihr Zentrum beschränkte und damit die spätere Auswertung nicht behinderte.

Das Argument, die Blitze im Abstand von jeweils einer halben Stunde beeinflussten die Verhaltensweisen der Tiere, ist absolut nicht stichhaltig. Im Freiland entladen sich im Lebensraum und zur Flugzeit von *S. exempta* oft heftige Gewitter (eigene Beob.). Blitzlicht (in der doppelten Bedeutung des Wortes) ist daher für die Tiere etwas durchaus Normales.

Die gesamte Versuchsserie litt stark unter den Zuchtproblemen, die sich seit Anfang 1986 ergeben hatten (s. B.1.2.). Es war z.B. nicht möglich, sämtliche gewünschten Kontrollen durchzuführen. Dies gilt besonders für die Frage, ob die Attraktivität eines bestimmten Intensitätsverhältnisses zweier Farblichter niveauabhängig ist - mit anderen Worten, ob eine Relation 1:10 gleichwertig ist mit dem Verhältnis 0,1:1. Eine indirekte Beantwortung dieser Frage ist jedoch möglich (s. C.4.8.).

Die Versuche begannen gegen Abend und liefen bis zum nächsten Morgen. Auf diese Weise konnte sich kein tageszeitabhängiger Effekt unerkannt der Farbwahl überlagern. Weiter war es damit nicht nötig, die Aktivitätsrate der Tiere künstlich, z.B. durch Schütteln der Kuppel, zu erhöhen. Sie resultierte ausschließlich aus der spontanen Aktivität der Falter und ihren gegenseitigen Störungen. Letztere wiederum treten in ganz ähnlicher Form auch im Freiland auf, etwa bei einem Outbreak.

B.7. Eiablage

B.7.1. Käfig und Ablagesubstrat

Der Versuchsaufbau war darauf ausgerichtet, die Tiere zur Eiablage auf einem Substrat zu veranlassen, das ihnen zur Ablage attraktiv erschien und ihnen gleichzeitig eine Wahlmöglichkeit zwischen unterschiedlichen Farbkonstellationen bot. Er mußte also einerseits so "naturnah" wie möglich sein, andererseits aber eine interpretierbare Reaktion hervorrufen. Nach mehreren Vorversuchen erwies sich der folgende Aufbau als geeignet.

In einer durchsichtigen Plexiglas-Halbkugel von 70 cm Durchmesser befand sich ein Zylinder von 20 cm Höhe und 15 cm Durchmesser, der durch einen weißen Plexiglasdeckel nach oben abgeschlossen war. Er bestand aus zwei Schichten Plexiglas, von denen die innere ein der Länge nach aufgeschnittenes Duplikat der äußeren war, die als Feder für einen zwischen beiden liegenden Papierstreifen diente. Auf dieser Papiereinlage, einem rechteckigen Stück von 47,1 cm Breite und 20 cm Höhe, befanden sich 21 Streifen von 1,85 cm Breite und ebenfalls 20 cm Höhe aus einem käufli-

chen Buntpapier, die als "Grasblattimitate" fungierten. Die verwendeten Farben werden im folgenden als Violett (V), Hellblautürkis (H), Blaugrün (B), Gelbgrün (G), Zitronengelb (Z), Orange (O) und Rot (R) bezeichnet. Sie waren in dieser Reihenfolge dreimal hintereinander so auf der Unterlage angebracht, daß sich beim Blick von oben auf den Zylinder eine Gesamtfolge der Farbpapiere im Uhrzeigersinn von "Violett 1" bis "Rot 3" ergab. Ihre Unterlage war aus entweder weißem oder schwarzen Material, so daß der Kontrast zwischen Farbpapier und Unterlage variiert werden konnte. Um die Attraktivität des Zylinders zu erhöhen, wurde er mit einem schlauchförmig zusammenge nähten Stück Gardinentüll bezogen, dessen Naht sich zwischen den Farbstreifen "Rot 3" und "Violett 1" befand. - Der Boden der Kuppel war mit einer glatten Kunststofflage bedeckt. In ihm befand sich auf halber Strecke zwischen dem Zylinder und dem Rand eine kreisförmige Öffnung von etwa 2 cm Durchmesser, durch die die Versuchstiere in die Kuppel eingebracht wurden. Sie war während der Versuche durch einen Schaumstoffstopfen verschlossen.

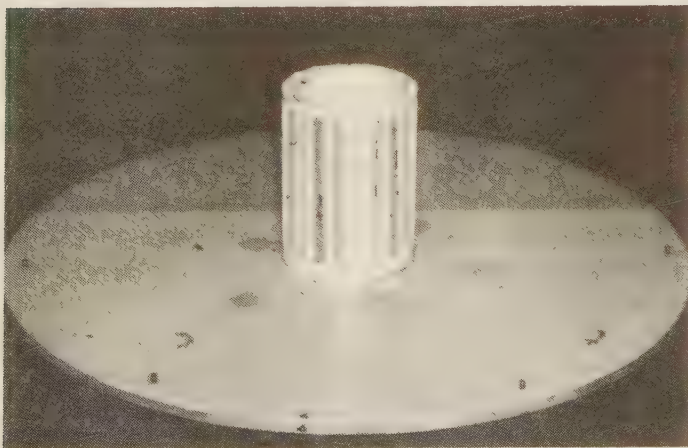


Abb. 5 Eiablage

Kuppelboden und Ablagezylinder mit Eiern (Labor; vergl. auch Abb. 3 b). Die farbigen Papierstreifen befinden sich unter einem Plexiglaszylinder und sind den Faltern nicht zugänglich

B.7.2. Farbpapiere und Untergründe

Allen Farbpapieren ist die relativ einfache Form des Remissionspektrum gemeinsam. Ausgeprägte Mehrgipfligkeit kommt nicht vor. Die spektralen Remissionswerte der verwendeten Papiere und Unterlagen finden sich in Tabelle A 1 (Anhang) und Abb. 6 und 7.

Die ersten vier Papiere, V bis G, wirken etwa wie Bandfilter, die letzten drei haben dagegen eine Kantenfilter-Charakteristik.

Das "violette" Papier hat sein Remissions-Maximum bei etwa 460 nm, seine "Bandbreite" (auf dem 50%-Niveau) beträgt 80-90 nm. Mit einer maximalen Remission von 8,9% ist es ein sehr dunkles Papier.

Das "hellblaue" Papier hat einen merkbaren Grünstich und sein Remissions-Maximum mit 50,2% bei 500 nm. Eine deutliche Schulter auf der kurzwelligen Flanke deutet darauf hin, daß es mehrere Pigmente enthält. Seine Bandbreite ist mit etwa 160 nm die breiteste aller verwendeten Papiere. Sie umfaßt damit die Bandbreiten sowohl des Violett als auch der beiden grünen Papiere. Entsprechend wirkt es visuell als ein sehr ungesättigtes, weißliches Blau-Türkis.

Das "blaugrüne" und das "gelbgrüne" Papier haben recht ähnliche Spektren. Die Remissions-Maxima liegen mit 20,3% bzw. 37,9% bei 520 nm. Die Bandbreite beträgt wiederum etwa 80-90 nm. Der wichtigste Unterschied liegt im langwelligen Bereich, in dem die Remissionswerte beim gelbgrünen Papier durchweg doppelt so hoch wie beim blaugrünen Papier liegen.

Die Papiere mit den visuellen Farben "Zitronengelb", "Orange" und "Rot" haben unter sich wieder ähnliche Spektren. Allen gemeinsam sind sehr geringe Remissionswerte im kurzwelligen und Werte um 64% im langwelligen Bereich. Die Anstiegsflanken sind steil. Die Hälfte der Maximalwerte werden beim zitronengelben Papier bei etwa 510 nm, beim orangefarbenen bei etwa 540 nm und beim roten Papier bei etwa 590 nm erreicht.

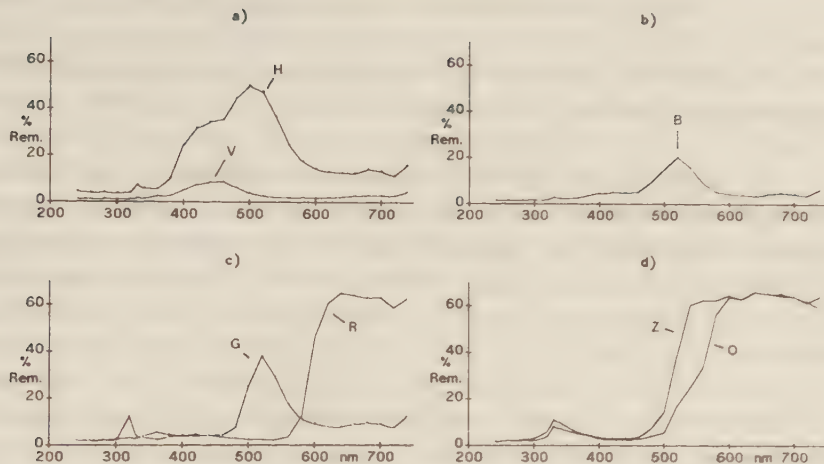


Abb. 6 Spektrale Remission I: Farbpapiere

Remission in % (Standard MgO)

- a) Papiere "Violett" (V) und "Hellblau" (H);
- b) Papier "Blaugrün" (B);
- c) Papiere "Gelbgrün" (G) und "Rot" (R);
- d) Papiere "Zitronengelb" (Z) und "Orange" (O)

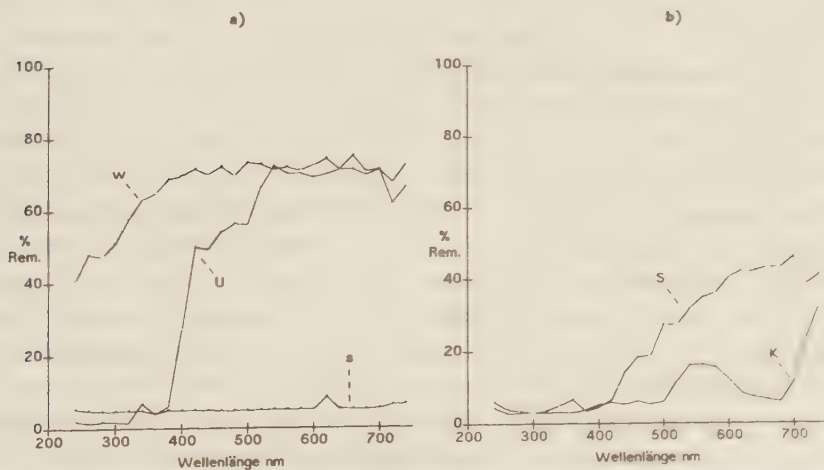


Abb. 7 Spektrale Remission II: Hintergrund, Unterlage, Weizenblätter

Remission in % (Standard MgO)

- a) weißer (w) und schwarzer (s) Hintergrund; Unterlage (U);
- b) Weizenkeimling (K) und Weizenstroh (S)

Alle Papiere fluoreszieren bei Anregung mit Licht der Wellenlängen 320-340 nm. Die Stärke der Fluoreszenz entspricht etwa einer "Remission" von 10%. Die Wellenlängen, in denen die Papiere fluoreszieren, wurden nicht festgestellt.

Der Boden der Kuppel war bei den Laborversuchen mit weißem Plexiglas, bei den Freilandversuchen mit einer leicht gelblichen Kunststofflage bedeckt. Diese Unterlage (U) remittiert im kurzwelligen Bereich sehr wenig; ab etwa 480 nm steigt die Remission steil auf etwa 50% und danach weniger rasch auf Werte um 65% (Abb. 7 a).

Die Zwischenstreifen zwischen den Farbpapieren bestanden entweder aus weißem Filterpapier (w) oder mattschwarzem Karton (s). Der schwarze Karton zeichnet sich durch sehr gleichmäßige, niedrige Remissionswerte von etwa 5% über den gesamten Spektralbereich aus. Das weiße Filterpapier zeigt dagegen durchweg sehr hohe Remissionswerte, die zwischen 400 und 700 nm um etwa 70% liegen und selbst im ultravioletten Bereich nur langsam sinken, sodaß bei 240 nm immer noch rund 40% remittiert werden (Abb. 7 a).

B.7.3. Versuchsdurchführung

B.7.3.1. Labor

Die Kuppeln wurden mit im Mittel etwa 40 Tieren beschickt, wovon rund die Hälfte Weibchen waren. Die Tiere wurden tagsüber aus der Kuppel genommen und mit Wasser und Tagesverstecken versorgt, bevor sie ggf. in einem weiteren Versuch eingesetzt wurden. Während der Versuche wurde den Tieren grundsätzlich kein Wasser geboten, um zu vermeiden, daß feuchte Stellen die Attraktivität bestimmter Orte veränderten. Bei den Labor-Versuchen wurde die Kuppel durch eine Mikroskopierlampe (Speisespannung 3 V=, Nennleistung 15 W bei 6V=) senkrecht von oben beleuchtet (Höhe über dem Kuppelboden ca. 60 cm).

B.7.3.2. Freilandversuche

Die Freiland-Versuche wurden von März bis Mai 1987 in Olorges-aillie durchgeführt (s. B.2.). Die Kuppel mit dem Ablagezylinder stand auf dem Dach eines Geländefahrzeugs in knapp 2 m Höhe über dem Boden. Sie befand sich damit etwa auf der Höhe der meisten Büsche. Die Kuppel wurde mit einer zwischen etwa 10 und 40 stark schwankenden Anzahl von Tieren besetzt, die grundsätzlich aus dem Freiland stammten. Sie wurden teils als ausgewachsene (verpupungsreife) Raupen eingesammelt und schlüpften bereits in Gefangenschaft. Teilweise wurden sie aber auch direkt als Imagines an Stellen von Massenvermehrungen eingesammelt, als sie nach dem Schlupf ihre Flügel ausbreiteten. Die Kuppel wurde prinzipiell erst in der Abenddämmerung aufgestellt, damit sie sich in der Sonnenstrahlung nicht aufheizte.

Die äußeren Bedingungen, unter denen die Versuche abliefen, variierten sehr stark. Die ersten Versuche fanden am Ende der Trockenzeit statt. Dabei herrschten extrem hohe Temperatur- und extrem niedrige Feuchtegrade, die in der Morgendämmerung etwa 28°C und etwa 30%rF erreichten. Die letzten Versuche fielen dagegen in die (ziemlich spät einsetzende) Regenzeit, wo die Morgentemperaturen mit etwa 21°C deutlich geringer ausfielen. Zudem regnete es nachts häufiger, z.T. sehr heftig. Dies beeinflusste die Versuche direkt nur durch die mechanischen Erschütterungen; Regen gelangte nicht in die Kuppel. Dagegen hatte die hohe Luftfeuchtigkeit einen indirekten Einfluß, indem sie die Lebensdauer und Ablagefreudigkeit der Tiere deutlich erhöhte (vergl. PERSSON 1972, GUNN & GATEHOUSE 1985).

B.8. Flugreaktionen

B.8.1. Befestigung der Versuchstiere, Versuchsbeginn

Die Tiere wurden in den verschiedenen Apparaturen dorsal am Mesothorax befestigt. Zuvor wurden die Schuppen des Dorsums entfernt. Der Halter wurde mit Klebstoffen vom Pattex-Typ angeklebt. Dieser Klebstoff bereitete den Tieren durch seinen Lösungsmittelgehalt offensichtliches Unbehagen, haftete aber relativ gut. Die Tiere

wurden zur Präparation nicht festgelegt. Damit war diese zwar mit einem größeren Zeitaufwand verbunden, aber es war garantiert, daß keine mechanische oder chemische (Narkose) Beeinträchtigung der normalen Leistungen eintrat.

Einem Teil der Tiere wurde der Halter bereits vor dem Schlupf aus der Puppe aufgeklebt. Dies wurde zu dem Zeitpunkt vorgenommen, an dem die Exuvialflüssigkeit bereits resorbiert war. Visuell ist das die Phase, in der die zuvor schwärzliche Puppe durch Eindringen von Luft einen goldenen Schimmer erhält. Mit diesem Verfahren wird die Präparation einfacher und genauer, da die Tiere keine Fluchtreaktionen zeigen können (GATEHOUSE, pers. Mitt.). Das Verhalten der vor und nach dem Schlupf präparierten Tiere erwies sich jedoch als gleich.

Die Versuche fanden während der natürlichen Aktivitätsperiode der Tiere statt. Um dies etwas einfacher zu erreichen, wurde die Hell-Dunkel-Periodik der Tiere vom Puppenstadium ab gegenüber der natürlichen Tageszeit um eine halbe Periode verschoben. So war es möglich, die Tiere vormittags, an ihrem subjektiven Nachmittag, für die Versuche vorzubereiten und zu Beginn der subjektiven Nacht mit den Versuchen zu beginnen.

B.8.2. Versuche ohne Rückkopplung (open loop)

Die Aufbauten dieser Gruppe bestanden aus einer Art unvollständigem Streifenzyylinder, mit dem Reize um die Hochachse der Tiere (Gierachse, yaw) gegeben wurden (Aufbau A), sowie einem Streifenmuster, das auf die Bodenfläche unter dem Tier projiziert wurde (Aufbau B). In beiden Fällen wurden Drehtendenzen der Tiere gemessen.

B.8.2.1. Virtueller Streifenzyylinder

Der "virtuelle Streifenzyylinder" des Aufbaus A war in folgender Weise aufgebaut (Abb. 8 a; Ausführung LANGER): Um eine Glühlampe mit langgestreckter Wendel (Abb. 8 a: 1) war ein Zylinder aus Metall (2) drehbar befestigt, aus dessen Wand Streifen herausge-

fräst waren, so daß er einen "echten" Streifenzylinder darstellte. Die übriggebliebenen Stege warfen Schatten, die sich auf einer Milchglasscheibe (5) abbildeten. Durch Verändern der Lampenspannung war die Helligkeit sehr leicht zu regeln. Durch unterschiedlichen Abstand der Streifen zur Mattscheibe konnte die Breite der Schatten ebenfalls sehr leicht variiert werden. Die Drehzahl und -richtung des Zylinders wurde über einen Gleichstrommotor (Faulhaber 3557 Ko 12C) eingestellt, der über einen Zahngummiriemen mit ihm verbunden war. Lampe und Zylinder befanden sich in einem bis auf die Mattscheibe lichtdichten, schwarzlackierten Holzkasten (3). Die Laufgeschwindigkeit der Schattenstreifen wurde mit einer kleinen Fotozelle (4; etwa $5 \times 10 \text{ mm}^2$) im Strahlengang nahe der Milchglasscheibe gemessen.

Aufgrund der Geometrie der Anordnung von Lampe, Zylinder und Mattscheibe waren randständige Streifen breiter als zentrale. Ist der Abstand Versuchstier-Mattscheibe gleich groß wie der Abstand Mattscheibe-Lampe, gleicht sich diese Abweichung aus, und das Bild der Streifen entspricht exakt dem, was ein direkt um das Tier rotierender Streifenzylinder liefern würde. Was bleibt, ist eine Helligkeitsabnahme von der Mitte zu den Rändern, die aber hingenommen werden kann, zumal sie sich während eines Versuchs nicht ändert.

Der Gesamtaufbau enthielt zwei Einheiten des soeben geschilderten Typs, die im rechten Winkel zueinander standen und sich an der Stirnseite fast berührten. Befand sich ein Versuchstier zwischen den Glasscheiben, konnte ihm durch den Restspalt zur Flugstimulierung Luft entgegeengeblasen werden. Das Tier befand sich jeweils an dem Punkt, an dem sich die beiden Achsen Lampe-Mattscheibenmitte schnitten. Sein Gesichtsfeld wurde damit horizontal zu etwa 180° und vertikal zu 90° von den Scheiben ausgefüllt.

Der Vorteil dieser Anordnung gegenüber einem "einfachen" Streifenzylinder liegt darin, daß die beiden Einheiten voneinander unabhängig sind. Bewegen sich die Muster der beiden Einheiten mit gleicher Geschwindigkeit, aber entgegengesetztem Vorzeichen "von der Mitte weg", entspricht dies optisch einem Geradeausflug. Ist die Geschwindigkeit eines der beiden Muster geringer, entspricht dies einer Kurve zu dieser Seite. Laufen die Muster mit

gleicher Geschwindigkeit in die gleiche Richtung, ist der "klassische" Streifenzyylinder-Fall gegeben. Durch Gegeneinanderlaufen der Muster ist schließlich noch optisch ein Verdriften zu simulieren.

Die Drehtendenz der Tiere konnte mit einem Meßwertumformer (Akers A.E. 801) gemessen werden, der in einer Wheatstone-Brücke integriert war. Meistens wurde sie jedoch visuell beobachtet; eine qualitative Einordnung war anhand einiger Merkmale leicht möglich. Derartige Merkmale waren vor allem die Drehung des Kopfes mit den Antennen, die Flügelschlagamplitude, der Winkel der Vorderflügelkante zur Körperlängsachse und die seitliche Krümmung des Abdomens.

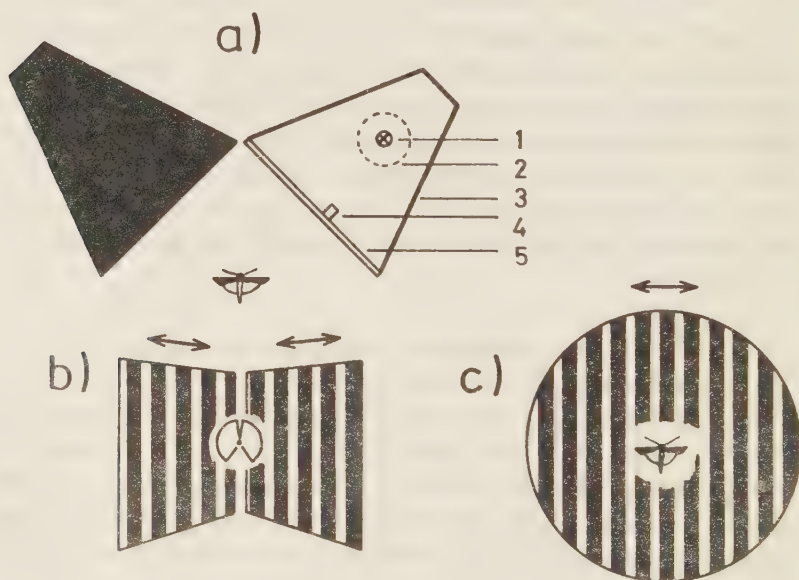


Abb. 8 Open-loop-Versuche: Aufbau und Reizmuster

- a) Aufbau der "virtuellen Streifenzyylinder" (Ansicht von oben, rechter Kasten geöffnet):
1: Lampe, 2: Zylinder aus Metallstegen, 3: schwarzer Holzkasten, 4: Fotozelle, 5: Mattscheibe;
- b) Virtuelle Streifenzyylinder, Ansicht von vorn: die Streifenmuster der linken und rechten Mattscheibe sind unabhängig voneinander;
- c) Bodenmuster: Laufrichtung des Streifenmusters quer zur Längsachse des Tieres (vergl. Abb. 31 b)

B.8.2.2. Bodenmuster

Bei diesen Versuchen wurde eine Apparatur benutzt, die von PREISS in Seewiesen gebaut worden ist. Das Versuchstier befindet sich im Zentrum eines zylinderförmigen, weißen Behälters mit rund 40 cm Durchmesser. Ein von einem in der Brennebene eines Diaprojektors laufenden, unendlichen Filmstreifen gebildetes Streifenmuster wird auf den transparenten Boden dieses Behälters projiziert (Abb. 8 c). Auf diese Weise können dem Tier verschiedene Musterlängs- und -querkomponenten geboten werden, auf die es mit einer Drehtendenz reagieren kann. Diese Tendenz wird elektronisch gefiltert und auf einem Schreiber aufgezeichnet. - Die Lampenspannung wurde auf ca. 20 V_a geregelt; damit war das Muster visuell eben noch zu erkennen.

B.8.3. Versuche mit Rückkopplung (closed loop)

Diese Versuche wurden mit einem von PREISS und KRAMER (1986 a) entwickelten "Flugsimulator" durchgeführt. Auch dieser Aufbau bietet den Tieren ein Bodenmuster, geht in seinen Möglichkeiten aber weit über die im vorigen Abschnitt geschilderte Apparatur hinaus.

Das Versuchstier befindet sich gleichfalls im Zentrum eines zylinderförmigen Behälters. Es kann sich um seine Hochachse (Gierachse) frei drehen. Gemessen werden (u.a.) Größe und Richtung des Schubvektors; die Meßwerte werden über einen Mehrkanalschreiber ausgegeben.

Zwei endlose Streifenbänder laufen durch die Brennebene eines Projektorobjektivs, wo sie sich im rechten Winkel kreuzen. Das so entstandene Überlagerungsmuster besteht, je nach Betrachtungsweise, aus dunklen, sich rechtwinklig schneidenden Linien auf hellem Grund oder aus hellen Quadraten auf dunklem Untergrund. Beide Streifenbänder werden von je einem Motor angetrieben; auf diese Weise kann eine Musterbewegung in beliebiger Richtung erreicht werden.

Das Projektionsobjektiv wurde auf Blende 11 bzw. 22 abgeblendet. Die hellen Streifen ließen rund 10mal mehr Licht passieren als die dunklen. Während dieses Kontrastverhältnis auch für die zuvor geschilderten Aufbauten zutrifft, war hier die Musterhelligkeit insgesamt etwas größer; sie lag im Bereich von 1 bis 10 lux.

Die Meßwerte des vom Tier erzeugten Schubs und seiner Richtung werden nicht nur aufgezeichnet, sondern parallel über einen Rechner so auf die Motoren für den Streifenbandantrieb geleitet, daß eine situationslogische Musterbewegung entsteht. In welche Richtung das Tier auch fliegen "will", das Muster bewegt sich in die um 180° entgegengesetzte Richtung, und zwar mit einer Geschwindigkeit, die der Größe des produzierten Schubs proportional ist. Der tatsächliche Ankopplungs-(Proportionalitäts-)faktor kann variiert werden und ist u.a. abhängig von der unterstellten Flughöhe: ein gegebener Schub bewirkt in einer geringeren Flughöhe über Grund eine raschere Musterbewegung als in einer größeren.

Mit dieser Anordnung ist es nun möglich, optisch einen Wind zu simulieren. Gibt man auf einen der Motoren eine zusätzliche Spannung, bewirkt dies eine zusätzliche Muster-Bewegungskomponente, die sich der von dem Tier erzeugten Bewegung überlagert. Das Versuchstier "bemerkt" also eine scheinbare Verdriftung in eine bestimmte Richtung; dies ist genau das, was ein Wind bewirken würde. Es hat nun die Möglichkeit, auf diesen "Wind" zu reagieren. Reagiert es tatsächlich, kann es nur auf das optische Signal geantwortet haben: der "Wind" ist mit keiner Luftbewegung oder sonstigen mechanischen Störung verbunden.

Die einzelnen Versuchsdurchgänge liefen über jeweils 10 Minuten. Dabei wurde die "Wind"richtung in Abständen von 30 Sekunden um 180° umgekehrt; das Tier war daher zu einer erneuten Reaktion gezwungen, wenn es seine Position relativ zum Wind stabilisieren wollte.

C. Ergebnisse

C.1. Morphologie

Untersucht wurden vor allem horizontale Längsschnitte durch das Gesamtauge (Abb. 9). Die Angaben beziehen sich, sofern nichts anderes vermerkt ist, auf Tiere zu Beginn ihrer natürlichen Aktivitätsphase.

Der Gesamt-Öffnungswinkel des chitininigen Augenbechers beträgt horizontal rund 125° . Die Gesamtfläche der Cornea errechnet sich zu $1,6 \times 10^6 \mu\text{m}^2$. Der Durchmesser einer Cornealinse beträgt durchschnittlich etwa $15 \mu\text{m}$; daraus ergibt sich eine Gesamtzahl von etwa 10 000 Ommatidien. Der durchschnittliche Winkelabstand zwischen zwei Ommatidien beträgt (horizontal) etwa $1,1^\circ$.

Die Länge des Ommatidiums ist am lateralen Rand geringer als am medianen Rand. Sie beträgt etwa 470 bzw 570 μm . Davon entfallen etwa 10 μm auf die Cornealinse, 55 μm auf den Kristallkegel, 30 μm auf den Kristallfortsatz, 250 bzw 340 μm auf den Kristallfaden und 140 bzw. 165 μm auf das Rhabdom. Der Abstand von der Kristallkegelspitze bis zu den Kernen der Retinulazellen beträgt rund 110 μm .

Die unterschiedliche Gesamtlänge der Einzelommatidien bedeutet, daß ihr geometrischer Öffnungswinkel nicht konstant ist. Er nimmt vielmehr von etwa $1,8^\circ$ am äußeren Rand bis auf etwa $1,5^\circ$ am Innenrand ab. Dieser Effekt wird jedoch durch die unterschiedliche Rhabdomlänge kompensiert: der geometrische Öffnungswinkel an der Rhabdomspitze beträgt konstant etwa $2,7^\circ$.

In Dunkelstellung befindet sich das Pigment der primären und sekundären Pigmentzellen zwischen den Kristallkegeln, von denen es nur die proximalen 10% unbedeckt läßt. In Hellstellung verteilt sich das Pigment über fast die gesamte Strecke zwischen den Kristallkegeln und der Rhabdomspitze.

Da die Brechkraft der Kristallkegel nicht bestimmt wurde, kann nicht angegeben werden, wie viele dioptrische Apparate bei



Abb. 9 Horizontaler Längsschnitt durch das Komplexauge von *S. exempta*

Vorderende des Kopfes oben; mediane Begrenzung des Auges rechts
 1: Cornea, 2: Kristallkegel, 3: Ende der Kristallfortsätze, 4: Kerne der Retinulazellen, 5: Rhabdombereich, 6: Basalmembran, 7: Lamina, 8: Chitinbecher des Auges.
 Maßstab: 100 μ m
 Phasenkontrast-Aufnahme

Dunkelstellung des Schirmpigments Licht auf ein gegebenes Rhabdom superponieren. Wenn der scheinbare geometrische Öffnungswinkel des Ommatidiums im dunkeladaptierten Auge etwa 90° beträgt, läßt sich jedoch abschätzen, daß es - für ein Ommatidium in der Augenmitte - maximal etwa 3400 sein könnten. Unter Berücksichtigung der Krümmung der Augenoberfläche könnte damit der Lichtstrom, der die Rhabdomspitze erreicht, theoretisch um einen Faktor 2300 variiert werden.

Der binokulare Überlappungsbereich ist, sofern er überhaupt existiert, nur sehr schmal. Eine Fovea mit höherer Auflösung ist offenbar nicht vorhanden; möglicherweise stellt die Region der längeren Rhabdomere am inneren Augenrand jedoch eine "Fovea mit höherer Lichtausnutzung" dar.

C.2. Zeitliches Auflösungsvermögen

C.2.1. Größe und Form der Potentiale

Bei Lichtintensitäten um 350 lux erreichten die ERG-Potentiale auf lange Reize (Hellphase etwa 40 ms) Spitzenwerte um 3 mV; dies war abhängig von der Güte der Präparation. Die Potentialgröße nahm bei Erniedrigung der Reizlichtstärke kontinuierlich ab und war bei 3,5 lux auf etwa 0,5 (*S. exempta*) bzw. 1 mV (*S. littoralis*) abgefallen. Bei Erhöhung der Intensität über 350 lux blieb die Potentialgröße bei *S. exempta* etwa konstant, bei *S. littoralis* nahm sie dagegen wieder ab und war bei 35 klux nur noch etwa so groß wie bei 35 lux.

Die Form des Potentials war bei langen Reizen gekennzeichnet durch einen On-Effekt, dessen Höhe zugleich die maximale Größe des Potentials darstellte, ein anschließendes Plateau und nach Reizende ein Absinken auf Werte um oder knapp unter den Ruhewert (Off-Effekt). Bei schlechteren Präparaten war gelegentlich nur der On-Effekt sichtbar, was allerdings für den hier verfolgten Zweck ausreichend war.

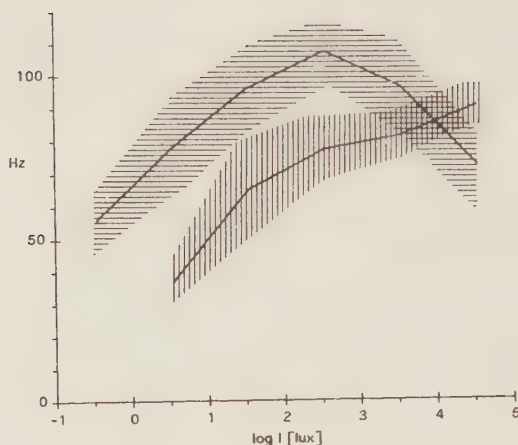


Abb. 10 Verschmelzungsfrequenzen

Mittelwerte und Bereich der Standardabweichung (schraffiert) -
 senkrechte Schraffur: *S. exempta*;
 waagerechte Schraffur: gelbäugige Mutante von *S. littoralis*

C.2.2. Verschmelzungsfrequenz: *S. exempta*

Bei Zunahme der Reizfrequenz nahm die Größe des ERG-Potentials kontinuierlich ab. Im Regelfall erreichte sie das Niveau des Rauschens, bevor Reiz und Antwortsignal außer Phase gerieten. Dies galt besonders bei niedrigen Reizlichtintensitäten, bei denen die Maximalhöhe des Potentials von vornherein geringer war. Daher stellt der gemessene Wert tatsächlich nur eine untere Grenze der realen Verschmelzungsfrequenz dar, die also höher liegen kann.

Die Verschmelzungsfrequenz wurde grafisch bestimmt, indem die durch die letzten Werte des Antwortsignals gegebene Kurve linear bis zu 0 extrapoliert wurde. Der Fehler dürfte sich im Vergleich mit anderen Störgrößen kaum bemerkbar machen.

In Abb. 10 ist der Verlauf der Verschmelzungsfrequenz (in Hertz) in Abhängigkeit von der Reizlichtintensität (in lux) wiedergegeben. Dargestellt und durch die durchgezogene Linie verbunden sind die Mittelwerte, dazu (schraffiert) der Bereich der Standardabweichungen. Die Kurve könnte durchaus ein mittleres Stück aus einem sigmoiden Kurvenverlauf sein. Bei den höheren Lichtstärken scheint sie zu einem Plateau abzuflachen; bei den geringeren Lichtstärken reicht das Verfahren nicht aus, um brauchbare Werte zu erhalten. Immerhin läßt die Kurve erkennen, daß

1. auch bei hohen Reizlichtintensitäten die Verschmelzungsfrequenz nicht über 100 Hertz ansteigt und
2. der Abfall der Kurve bei geringeren Reizlichtintensitäten flach ist.

Bei der geringsten Reizlichtstärke, bei der noch eine Verschmelzungsfrequenz bestimmt werden konnte, betrug der Wert immer noch etwa 37 Hertz.

C.2.3. Verschmelzungsfrequenz: *S. littoralis*

Das Verhalten des ERGs bei Erhöhung der Reizfrequenz entspricht in allen Punkten dem des ERGs von *S. exempta*. Insbesondere ist auch hier der angegebene Wert für die Verschmelzungsfrequenz nur als deren untere Grenze zu betrachten. Das Verfahren, diesen Wert zu ermitteln, entsprach dem für *S. exempta* angewandten.

Abbildung 10 zeigt die Abhängigkeit der Verschmelzungsfrequenz von der Reizlichtintensität. Im Vergleich mit der Kurve von *S. exempta* zeigt die von *S. littoralis* drei wesentliche Unterschiede:

1. Nach dem Erreichen eines Maximums bei etwa 350 lux nimmt die Verschmelzungsfrequenz bei weiterer Erhöhung der Reizlichtintensität wieder ab.
2. Das Maximum liegt bei 107 Hertz und damit über dem bei *S. exempta* gefundenen Maximalwert.
3. Bei einer gegebenen Reizlichtintensität (unterhalb von 3500 lux) ist die Verschmelzungsfrequenz von *S. littoralis* grundsätzlich höher als die von *S. exempta*.

Alle drei Unterschiede hängen ursächlich mit der andersartigen Schirmpigmentausrüstung der gelbäugigen Mutante gegenüber *S. exempta* zusammen. Vergleicht man die Reizlichtintensitäten, bei denen 50% des Maximums erreicht werden, erweisen sich die Präparate von *S. littoralis* als etwa 2 Zehnerpotenzen empfindlicher als die von *S. exempta*.

C.3. Aktivitätsbeginn

C.3.1. Lichtmessungen

Die Wetterverhältnisse waren während der Versuche äußerst gleichartig. Die Temperaturen waren sehr gleichmäßig und betrugen gegen 19 Uhr rund 25°C. Die Helligkeitskurven in Abb. 11, an 3 verschiedenen Tagen innerhalb einer Woche aufgenommen, zeigen nur geringfügige Unterschiede. Aufgrund der Meßsituation sind die Werte absolut zu niedrig (s. B.5.). Die Kurvenverläufe sind jedoch real.

Die Helligkeit in der Hütte ist bis etwa 18³⁰ Uhr um etwa den Faktor 10 geringer als außerhalb. Das Meßgerät erreichte bei 2-3 mlux seine Meßgrenze; die scheinbare Annäherung der Kurven nach diesem Zeitpunkt liegt darin begründet. Tatsächlich besteht auch zu späteren Zeiten noch ein Helligkeitsunterschied zwischen dem "hellen" und dem "dunklen" Platz.

C.3.2. Histologische Auswertung

Die Stellung des Schirmpigments relativ zum Kristallkegel wurde an horizontalen, semidünnen Längsschnitten durch das Gesamtauge gemessen (s. C.1.) und in Prozent der Kristallkegel-Länge umgerechnet. Die durchschnittliche Schirmpigmentstellung wurde an jeweils etwa 15 Kristallkegeln jedes Schnitts ausgemessen. Von jeder Gruppe (Hell- und Dunkeltiere) wurden 12 Augen (von 12 Tieren) ausgewertet. Die proximale Grenze des Schirmpigments lag bei den Helltieren bei $89,5 \pm 8,3 \%$, bei den Dunkeltieren bei $84,4 \pm 14,2 \%$ der Kristallkegel-Länge. Die Stellung des Schirmpigments ist damit bei beiden Gruppen identisch: es befindet sich in der maximalen Dunkelstellung.

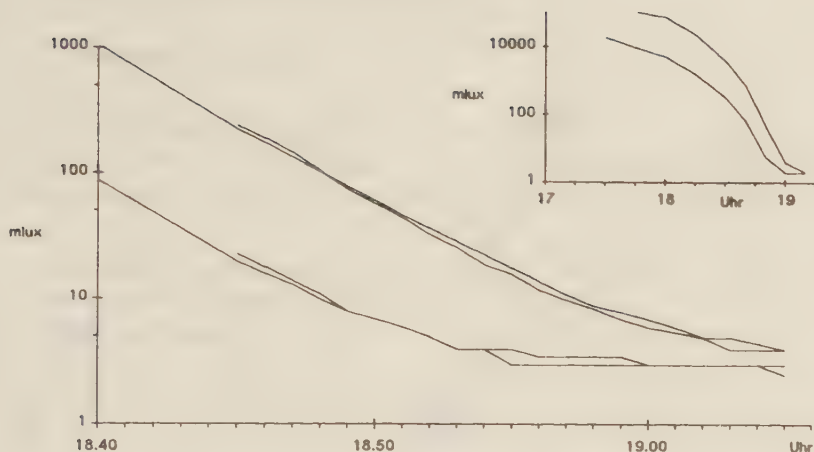


Abb. 11 Abendliche Helligkeitsabnahme

Freiland: Olorgesailie (s. Abb. 3)
 Abszissen: Uhrzeit (in Minuten bzw. Viertelstunden [Inset])
 obere Kurven: "heller" Versuchsort,
 untere Kurven: "dunkler" Versuchsort

C.3.3. Zeitverlauf

Die Anzahl der innerhalb von jeweils 5 Minuten aktiv werdenden Tiere wurde ermittelt und gegen die Zeit aufgetragen (Abb. 12 a). Die Dunkeltiere stellten ihre Antennen im Schnitt einige Minuten früher als die Helltiere auf. Die meisten Tiere wurden zwischen 18⁵⁵ und 19⁰⁰ aktiv.

Nach Vergleich mit den Helligkeitskurven der Abb. 11 wurden die Tiere beider Gruppen bei rund 5 "mlux" Umgebungshelligkeit aktiv. Dieser Wert ist jedoch lediglich als unterer Grenzwert zu betrachten (s. B.5., D.3.).

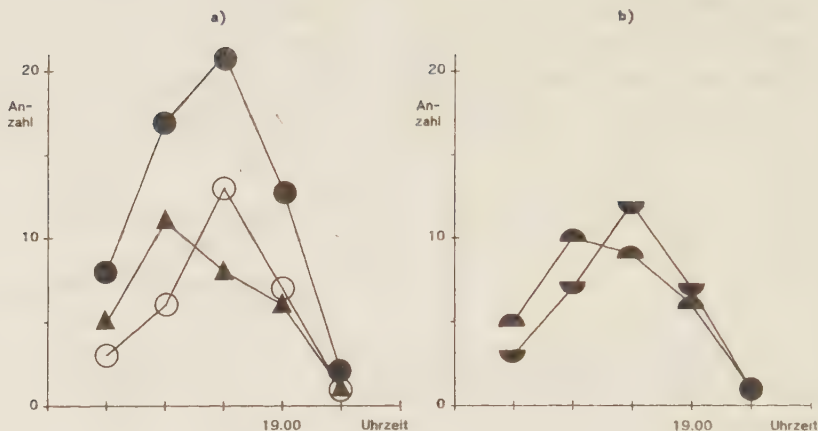


Abb. 12 Aktivitätsbeginn

Abszissen: Uhrzeit (5'-Teilung)

- a) "hell" gehaltene Tiere (○), "dunkel" gehaltene Tiere (▲) und Summe beider Gruppen (●);
 b) Männchen (▲) und Weibchen (●)

C.3.4. Vergleich Männchen / Weibchen

Faßt man die Männchen und Weibchen aus beiden Helligkeitsgruppen zusammen und trägt die Daten gleichfalls mit 5-Minuten-Auflösung gegen die Zeit auf (Abb. 12 b), wird erkennbar, daß die Männchen etwas eher als die Weibchen "aufwachten". Da der prozentuale Anteil der beiden Geschlechter in beiden Helligkeitsgruppen gleich groß war (50%), ist dieser Unterschied nicht auf einen Einfluß der Umgebungshelligkeit zurückzuführen. Es muß sich vielmehr um eine geschlechtsspezifische Eigenart handeln.

C.4. Attraktivität von Farblichtern

C.4.1. Auswerteverfahren

Für die Auswertung wurde der Boden der Kuppel in 8 gleich große Sektoren unterteilt (Abb. 4 b). Die Anzahl der Tiere, die sich auf oder im Raum über jedem Sektor aufhielten, wurde gezählt.

Die Anzahl der eingesetzten Tiere war von Versuch zu Versuch unterschiedlich. Außerdem blieb auf den Aufnahmen der Kuppel immer noch ein toter Winkel, vor allem in der Zone, in der sich Kuppelrand und Boden treffen: dort sitzende Tiere wurden nicht immer eindeutig erkannt. Um dennoch eine Vergleichszahl zu erhalten, wurde die Anzahl der Tiere pro Sektor stets in % der Gesamtzahl der Tiere auf der jeweiligen Aufnahme angegeben.

Die Sektoren wurden in der folgenden Weise nummeriert: derjenige Sektor, der direkt zur jeweiligen Referenzwellenlänge zeigte, erhielt die Nummer 2. Die übrigen wurden im Uhrzeigersinn bezeichnet. Somit bildeten die Sektoren 2 und 6 die Licht-1-Licht-2-Achse, die Sektoren 4 und 8 die "Null"-Achse, auf der sich direkt nach dem Einfüllen der Tiere die meisten Falter befanden (s. B.6.).

Zur weiteren Auswertung wurden nur die Tiere in den Sektoren 1 bis 3 und 5 bis 7 herangezogen. Die Tiere in den Sektoren 4 und 8 wurden nicht mitgewertet. Das bedeutet keinen Informationsverlust, sondern im Gegenteil eine klarere Aussage. Tiere, die sich seit Versuchsbeginn unverändert in den Sektoren 4 und 8 aufhielten, wurden erst berücksichtigt, wenn sie aktiv wurden und diese Sektoren verließen. Allerdings ergibt die Summe der Tiere in den anderen 6 Sektoren daher gewöhnlich nicht 100%. Dies wurde jedoch als Kontrolle für die Güte eines Versuchsdurchlaufs benutzt. Lag die Summe in den 6 Sektoren unter 75%, waren möglicherweise Störfaktoren am Werk, die dann zu ermitteln waren. Eine zentral in der Mitte der Kreisfläche gelegene Fläche von zwei Falterlängen Durchmesser wurde ebenfalls nicht mitbewertet. Dort sitzende Falter zeigten offensichtlich keine erkennbare Präferenz.

Aus der Verteilung der Falter wurden zwei Werte als Maß für die Attraktivität eines Reizlichts berechnet: zum einen die Prozentzahl der Tiere in demjenigen Sektor, der direkt zum jeweiligen Licht zeigte (also Sektor 2 und 6, Meßwertpaar I), zum anderen aber auch die Prozentzahl aller drei Sektoren, die zum jeweiligen Licht hin weisen (also die Sektoren 1 bis 3 und 5 bis 7, Meßwertpaar II). Das Meßwertpaar I liefert die eindeutigere Aussage, ist dafür aber aufgrund der geringeren Prozentzahlen mit einem stärkeren Rauschen behaftet. Meßwertpaar II liefert eher eine erkennbare Aussage, wenn beide Lichter annähernd gleich attraktiv sind. Außerdem diene es als Sicherung, falls bei einigen Wellenlängenkombinationen ein zusätzlicher Effekt auftreten sollte, der aus dem Freiland bekannt ist: aus nicht geklärten Gründen fliegen bestimmte Noctuiden, aber auch andere Lepidopteren, eine Lichtquelle wohl an, verharren aber dann in einer bestimmten Entfernung, die zumindest teilweise abhängig von der Lichtstärke ist (eigene Beob.).

Bei Versuchen dieser Art treten eine Reihe von Fehlerquellen auf, die z.T. nicht leicht zu erkennen sind (s. C.4.4.). Von insgesamt knapp 140 Versuchen waren rund 100 brauchbar; die Anzahl der ausgewerteten Falterpositionen beläuft sich auf etwa 120.000.

C.4.2. Tagesgang der Attraktivität

Vor Versuchsbeginn waren die Tiere überwiegend ruhig. Einige flogen umher, aber die Mehrzahl versuchte, die Ruhestellung einzunehmen. Da es keine geeigneten Ritzen oder sonstige Verstecke gab, krochen sie oft unter einen Nachbarn. Anfangs wurde meist umgekehrt der Nachbar aktiv und suchte ein besseres Versteck. Im Laufe einiger Minuten beruhigten sich die Tiere jedoch und bildeten dabei häufig kleine Gruppen von meist weniger als einem Dutzend Tieren.

Während die Tiere zu Beginn jedes Versuchs eine zufällige (Ungleich-)Verteilung aufwiesen, begann kurz nach dem Ausschalten der Deckenbeleuchtung (dem eigentlichen Versuchsbeginn) eine lebhafte Aktivität. Gewöhnlich war innerhalb von 30 bis 60 Minuten eine stabile Verteilung in der Kuppel erreicht, die während der

gesamten Nacht keine wesentliche Änderung mehr erfuhr (Abb. 13 a). Erst gegen Morgen nahm die Attraktivität des bevorzugten Lichts oft wieder ab und die der zweiten Lampe scheinbar wieder zu (Abb. 13 b).

Da die Attraktivität der zweiten Farbe gegen Morgen nur scheinbar zunahm, wurde sie grundsätzlich nicht attraktiver als die erste. Die "Beliebtheit" beider Lichter strebte vielmehr einem gemeinsamen Wert entgegen, der oft in der Größenordnung des Wertes für die Gleichverteilung lag, also bei 12,5 (MWP I) bzw. 37,5% (MWP II) oder noch niedriger. Mit anderen Worten, gegen Morgen suchten die Tiere wieder Tagesverstecke, die sich eben dadurch auszeichnen, daß sie im Dunkeln liegen. Hier kehrte sich die positive Phototaxis der Tiere um und wurde zu einer eher negativen Phototaxis.

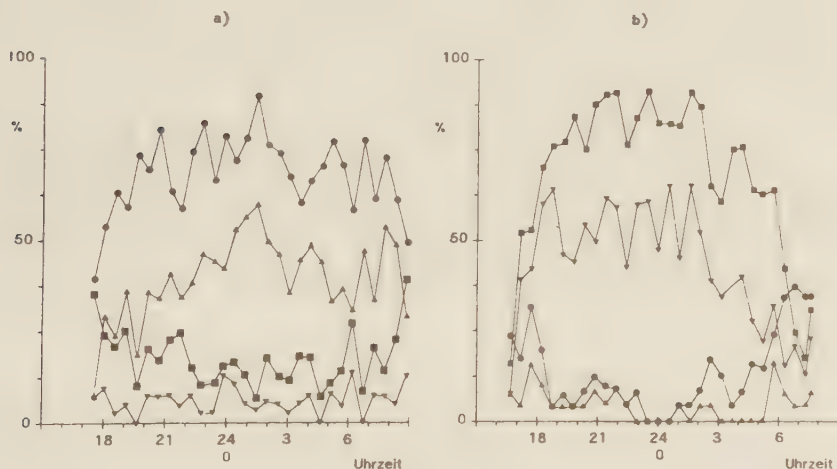


Abb. 13 Tagesgang der Attraktivitäten

▲: Sektor 2, ▼: Sektor 6 (Meßwertpaar I), ●: Sektoren 1-3,
 ■: Sektoren 5-7 (Meßwertpaar II) (vergl. Abb. 4);
 Abszisse: Uhrzeit

a) Referenzlicht 435 nm, Testlicht 514 nm, Intensitätsverhältnis 1:9,1
 b) Referenzlicht 535 nm, Testlicht 348 nm, Intensitätsverhältnis 357:1

Die Bevorzugung eines Lichtes bleibt während der Nacht konstant

Bei keiner Wellenlängen- und Helligkeitskombination wurde die Bevorzugung einer Farbe gegen Ende der Aktivitätsphase von der Bevorzugung der anderen Farbe abgelöst.

Diesem durchschnittlichen Gang der Ereignisse konnten sich weitere Effekte überlagern, die nur zum Teil einfach erklärbar sind. So traten in einigen Fällen Ansammlungen von Faltern an Stellen auf, an denen offenbar Weibchen Pheromon abgegeben hatten. - Gegen Morgen gab es zuweilen Aggregationen von Faltern, die ähnlich zustande kamen wie die oben geschilderten Anhäufungen vor Beginn der Versuche.

C.4.3. Farbbevorzugung

Von den zwei, den Tieren gleichzeitig gebotenen Lichtern war in aller Regel eines das attraktivere. Dieses wurde in darauf folgenden Versuchen stufenweise mit Graufiltern abgeschwächt. Gewöhnlich wurde das vorher weniger attraktive Licht dabei sukzessiv anziehender und überflügelte schließlich das andere.

Die Wellenlängen 649, 678 und 707 nm wurden dagegen bei keinem Intensitätsverhältnis gegenüber den Referenzwellenlängen 435 und 535 nm bevorzugt. Damit besitzen sie in diesem Zusammenhang entweder so gut wie überhaupt keine Anziehungskraft oder sie werden einfach nicht wahrgenommen (s. D.6.).

C.4.4. Fehlerquellen

Die wesentlichen Störgrößen fallen in zwei Gruppen: die erste umfaßt Faktoren, die im Versuchsaufbau selbst ihre Ursache haben; die zweite resultiert aus Verhaltensweisen der Falter, die aus anderen Motivationskreisen stammen.

Der wesentliche physikalische Störfaktor ist Streulicht. In der überwiegenden Zahl der Fälle war es symmetrisch verteilt (s. B.6.), so daß sein Einfluß nicht groß gewesen sein kann. Während einiger Versuche stand die Kuppel relativ nahe an einer hellen

Wand. In diesen Versuchen ist eine Anlockungswirkung dieser reflektierenden Fläche zu erkennen. Sie wirkt sich insofern nicht aus, als sich die angelockten Tiere bei der Auswertung automatisch in einem der beiden "toten" Sektoren 4 und 8 befanden. Im Übrigen wurde durch statistischen Wechsel der räumlichen Anordnung von Referenz- und Vergleichslicht sichergestellt, daß die Wahlen nicht von der räumlichen Position der Lichter abhängig waren.

Weniger eindeutig ist die Größe dieses Fehlers bei den Versuchen, bei denen die UV-Röhre (die kein seitliches Streulicht abgab) eine der beiden Lichtquellen war. Auch hier dürfte er jedoch gering sein, da das nahe Ultraviolett trotz dieses eventuellen "Vorteils" für das jeweilige Referenzlicht wesentlich attraktiver als die Referenzwellenlänge war.

Gelegentlich fielen die Tiere in Motivationslagen, die von der gewünschten "Standard"-Motivation abwichen, gegen eine helle Stelle in ihrer Umgebung zu fliegen. Da keine Nahrungsaufnahme möglich war, zeichnete sich zumindest in dieser Hinsicht kein Punkt in der Kuppel gegenüber anderen aus. Regelmäßig waren auf den Aufnahmen Tiere in Kopula zu erkennen, die sich in dieser Zeit weitgehend stationär verhielten. Ihr Aufenthaltsort hatte keine offensichtliche Beziehung zu den Reizlichtern. Weiter konnte oft Eiablageverhalten beobachtet werden. Auch in dieser Phase zeigten die Tiere einen zufälligen Aufenthaltsort und keine positive Phototaxis.

C.4.5. Reproduzierbarkeit

Die Ergebnisse waren in der Regel überraschend gut reproduzierbar. Dabei spielte auch keine Rolle, ob ein Versuch bereits am nächsten Tag mit frischen Tieren oder einige Generationen später wiederholt wurde (Tab. 1). Dargestellt sind für einige beispielhafte Versuche die Mittel aus den Verteilungs-Prozentwerten zwischen 21 und 3 Uhr, und zwar getrennt für die Meßwertpaare (MWP) I (Sektoren 2 gegen 6) und II (Sektoren 1-3 gegen 5-7).

Tab. 3: Reproduzierbarkeit

Wellenlängen- Kombination	Intensitäts- verhältnis	Datum	MWP I	MWP II
435-514	1:9,1	7.- 8.11.84	45,6/6,1	73,7/14,9
		11.-12.11.84	44,2/6,1	71,3/13,9
435-535	1:1130	3.- 4.6.85	3,3/38,8	15,5/68,5
		20.-21.6.85	4,5/41,4	10,5/78,4
435-535	1:11,3	18.-19.6.85	32,7/10,9	61,5/20,1
		4.- 5.2.86	29,4/16,0	55,2/26,2

Wie die gute Reproduzierbarkeit der Resultate zeigt, handelt es sich nicht um Zufallsergebnisse. Dennoch waren auch große Schwankungen zu beobachten; wo die Gründe für derartige Unterschiede nicht zu ermitteln waren, wurden weitere Versuche mit der jeweiligen Wellenlängen-Helligkeits-Kombination durchgeführt und ggf. die Versuche verworfen, die sich als "Ausreißer" erwiesen.

C.4.6. Geschlechtsunterschiede

Männchen und Weibchen von *S. exempta* könnten unterschiedlich auf Farblichter reagieren. So sollten z.B. Männchen allgemein die größere Neigung zeigen, sich positiv phototaktisch zu verhalten¹⁾. Weibchen, zumal begattete Weibchen, werden sich dagegen eher in dunkle Bereiche zurückziehen, um zum einen den Nachstellungen der Männchen zu entgehen und zum anderen zu den Eiablageplätzen zu gelangen.

Zumindest junge, unbegattete Weibchen und Männchen von *S. exempta* sollten sich jedoch ähnlich verhalten. Schließlich wandern beide Geschlechter, und beide müssen in das ungefähr gleiche "Zielgebiet" gelangen.

Um eventuell vorhandene Unterschiede im Verhalten der Geschlechter unter den gegebenen Versuchsbedingungen zu erkennen, wurden Versuche durchgeführt, bei denen nur Männchen bzw. nur

1) Das spiegelt sich in der Faustregel, daß in Lichtfallen mehr Männchen als Weibchen gefangen werden.

Weibchen eingesetzt wurden. Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 zusammengestellt, in der wiederum die Mittel aus den Verteilungs-Prozentwerten zwischen 21 und 3 Uhr, und zwar getrennt für die Meßwertpaare (MWP) I (Sektoren 2 gegen 6) und II (Sektoren 1-3 gegen 5-7) dargestellt werden.

Tab. 4: Nur-Männchen/Nur-Weibchen-Versuche

Wellenlängen-Kombination	Intensitäts-verhältnis	Geschlecht (M/W)	MWP I	MWP II
535-395	1,43:1	M	10,8/29,1	25,8/59,1
		W	15,0/35,0	33,6/55,3
	14,3:1	M	21,4/12,0	53,4/30,0
		W	22,5/22,5	43,8/39,2
	143:1	M	22,9/8,2	54,9/28,8
		W	38,5/5,3	64,7/21,4
	1430:1	M	20,8/7,5	51,7/25,7
		W	30,0/8,0	59,3/27,4
	14300:1	M	19,2/8,1	51,2/27,4
		W	39,1/7,5	64,9/19,7

[Diese Versuchsreihe wurde vom 10. bis 17.11.1985 mit Tieren aus einer Generation durchgeführt]

Die Werte für das bevorzugte Licht liegen bei den Weibchen meist höher als bei den Männchen. Die relative Attraktivität, bezogen auf das Intensitätsverhältnis, ist dagegen ähnlich.

Warum die Zahlenwerte der Männchen wider Erwarten niedriger liegen als die der Weibchen, kann derzeit nur vermutet werden. Möglicherweise halten sich Männchen durch Pheromone auf Distanz. Zudem haben Männchen wahrscheinlich eine etwas höhere Aktivitätsrate und verdrängen sich daher häufiger durch Aufscheuchen aus den Ruhepositionen. Da davon aber die relativen Attraktivitäten der Lichter nicht beeinflußt werden, ist das Verhalten gegenüber den Farblichtern jedenfalls bei beiden Geschlechtern dennoch sehr ähnlich (s. C.4.7.). Männchen und Weibchen zeigen zumindest in dieser Phase ihres Lebens keine deutlich unterschiedliche Präferenz.

C.4.7. Subjektive Gleichwertigkeit

Da mindestens im Bereich zwischen 330 und 640 nm jedes Farblicht attraktiver als das Referenzlicht sein konnte, interessiert nunmehr das Lichtverhältnis, bei dem das Vergleichs- und das Referenzlicht gleich anziehend sind.

C.4.7.1. Berechnungsverfahren

Der Verlauf der Attraktivitätskurven ist meist zwischen 21 und 3 Uhr besonders gleichmäßig und weitgehend frei von den oben (C.4.2.) geschilderten Einflüssen der Tageszeit (Abb. 13). Für die folgenden Überlegungen wurden daher für jeden Versuch aus jeweils 12 Werten zwischen 21 und 3 Uhr Mittelwerte und Standardabweichungen berechnet, und zwar wieder parallel für die Meßwertpaare I und II (s. C.4.1.).

Trägt man (z.B. für das Meßwertpaar I) die Mittelwerte der Attraktivitäten von Vergleichs- und Referenzlicht gegen das Intensitätsverhältnis der beiden Lichter (in Quanten) auf, schneiden sich die beiden Kurven in einem Punkt (IV*). An diesem Punkt muß definitionsgemäß die Anziehungskraft beider Lichter gleich groß sein. Anders formuliert, hier erscheinen den Tieren beide Lichter subjektiv gleichwertig.

Dieses Verfahren läßt sich auf jede untersuchte Wellenlängenkombination anwenden. Für jede Kombination ergeben sich zwei Kurvenpaare (aus den Meßwertpaaren I und II), von denen sich jedes in einem Punkt, dem gesuchten Intensitätsverhältnis IV*, schneidet (Abb. 14 a-d und Tab. A 2-23 im Anhang).

Es ist kein durchgehender Unterschied zwischen den Kurvenverläufen der Meßwertpaare I und II zu erkennen. Beide liefern dasselbe Ergebnis. Daher werden für die weiteren Überlegungen die Mittelwerte von IV* beider Meßwertpaare verwendet.

Zwei weitere Tendenzen der Kurvenverläufe sollen erwähnt werden, obwohl ihre Signifikanz im Augenblick nicht gesichert ist. Die Attraktivitäten erreichen zu beiden Seiten der Schnitt-

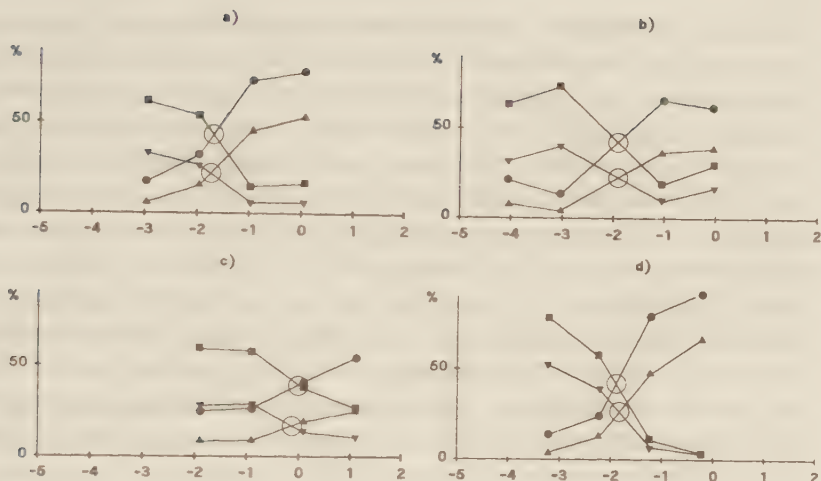


Abb. 14 Subjektive Gleichwertigkeit I: Verfahren

Mittelwerte der Attraktivitäten zwischen 21 und 3 Uhr; Symbole wie in Abb. 13; Abszissen: Logarithmus des Intensitätsverhältnisses, bezogen auf das Referenzlicht.

Die Schnittpunkte der korrespondierenden Kurvenpaare (Meßwertpaare I und II; O) liefern ein Lichtintensitätsverhältnis IV*, bei dem beide Lichter auf die Tiere "subjektiv" gleich anziehend wirken.

- a) Referenzlicht 435 nm, Testlicht 514 nm;
- b) Referenzlicht 435 nm, Testlicht 535 nm;
- c) Referenzlicht 535 nm, Testlicht 514 nm;
- d) Referenzlicht 435 nm, Testlicht 604 nm

punkte rasch Plateaus, auf denen sie oft mehr oder weniger unverändert verharren. Diese Plateaus sind nicht spiegelsymmetrisch zum Schnittpunkt IV*; vielmehr liegt das Plateau desjenigen Lichts, das bei gleicher (absoluter) Quantenzahl attraktiver ist, höher als das des anderen. Ist eines der beiden Lichter sehr stark gedämpft, kann u.U. auch die Anziehungskraft des anderen wieder abnehmen.

C.4.7.2. Referenzwellenlänge 435 nm

Trägt man die Werte der Intensitätsverhältnisse IV^* , bei denen Referenz- und Vergleichslicht gleich attraktiv sind, gegen die Wellenlängen der Vergleichslichter auf, ergibt sich eine "subjektive Wertigkeitskurve" (Abb. 15 a). Aus ihr kann man entnehmen, wievielen Lichtquanten des Referenzlichts jeweils ein Quant des Vergleichslichts gleichwertig ist. Nach Abb. 15 a sind im untersuchten Bereich Wellenlängen von weniger als 435 nm deutlich attraktiver als längere. Wahrscheinlich ist der Abfall in der Kurve bei 329 nm real, also die Grenze der für *S. exempta* attraktiven Wellenlängen dort nahe. Ebenso sind der Flankenbuckel bei 470 nm und das Nebenmaximum bei 570 nm wahrscheinlich real (s. nächster Abschnitt). Bei größeren Wellenlängen als 604 nm bricht die Kurve ab. Es scheint, als ob *S. exempta* diesen Wellenlängenbereich nicht mehr nutzen könne; zumindest ist seine Attraktivität äußerst gering.

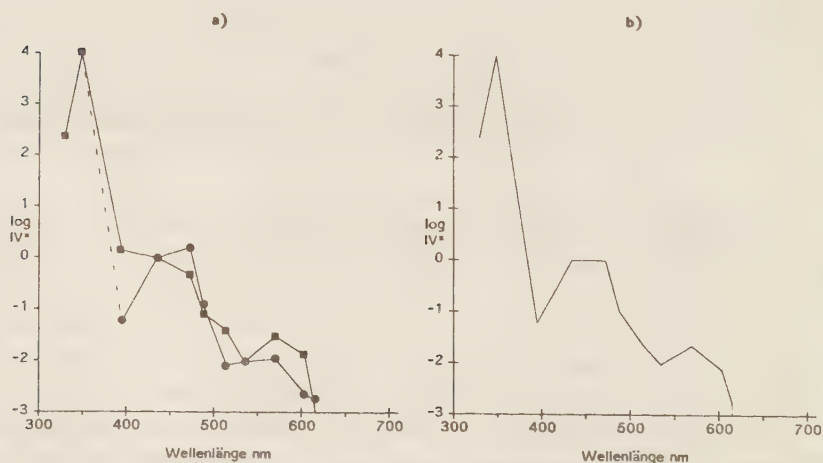


Abb. 15 Subjektive Gleichwertigkeit II: Spektrum

Werte für IV^* (vergl Abb. 14) normiert auf Referenzlicht 435 nm (s. Text)

- a) Wertigkeitskurven für die Referenzlichter 435 nm (■) und 535 nm (●);
b) durchschnittliche Wertigkeitskurve aus den Einzelkurven von a)

C.4.7.3. Referenzwellenlänge 535 nm

Die Kurve der relativen Wertigkeiten der verwendeten Wellenlängen, nunmehr jedoch bezogen auf das Referenzlicht 535 nm, ist gleichfalls in Abb. 15 a dargestellt. Sie ist dort bereits auf die Kurve der Referenzwellenlänge 435 nm normiert (s. C.4.8.). Wiederum gibt die Abszisse an, wievielen Quanten der Wellenlänge 435 nm (!) ein Quant des Vergleichslichts entspricht. Sie ähnelt der Kurve aus dem vorigen Abschnitt in den wesentlichen Merkmalen. Leider wurde aus technischen Gründen die Referenzfarbe 535 nm gegen 329 nm nicht und gegen 348 nm nicht hinreichend getestet, so daß die Höhe des Hauptmaximums nicht genau angegeben werden kann (Mindestgröße etwa 10 000) und der Abfall der Kurven bei sehr kurzen Wellenlängen nicht in Erscheinung tritt. Wieder sind ein Nebenmaximum um 470 nm und ein Buckel bei 570 nm zu erkennen. Bei Wellenlängen jenseits von 615 nm brechen auch diese Kurven ab.

C.4.8. "Farbensehen"

Da der Test 435 gegen 535 nm gleichbedeutend ist mit dem Test 535 gegen 435 nm, ist es möglich, die beiden Wertigkeitskurven direkt miteinander zu vergleichen. Um dies zu tun, wurden die IV*-Werte der Referenzfarbe 535 nm mit dem Zahlenwert multipliziert, der dem IV* von 435 gegen 535 nm entspricht. Auf diese Weise normiert, berühren sich nunmehr die Kurven für 435 und für 535 nm in den beiden Punkten $x = 435$ und $x = 535$ (Abb. 15 a). Signifikante Unterschiede im Verlauf der beiden Kurven würden zwingend bedeuten, daß die Tiere nicht nur die Helligkeit, sondern auch den Farbwert der Reizlichter zu berücksichtigen in der Lage wären (FOLKERS & SPATZ 1984).

Die Werte der Referenzwellenlänge 535 verlaufen weitgehend parallel zu denen der Referenzwellenlänge 435 nm. Der größte Unterschied ergibt sich bei der Testwellenlänge 395 nm. Bei dieser Wellenlänge ist der Wert für das Referenzlicht 435 nm relativ ungenau, da in dieser Versuchsserie einige der oben erwähnten Störfaktoren auftraten.

Der Unterschiedsfaktor zwischen den Werten beider Kurven beträgt, von der Testwellenlänge 395 nm abgesehen, maximal 5,6 (bei 604 nm). Selbst diese Abweichung liegt aber noch in der Größenordnung des Meßfehlers.

Im Rahmen der Meßgenauigkeit spielt es also für die Reaktion der Tiere offenbar keine Rolle, ob als Referenzlicht 435 oder 535 nm verwendet wird. Nur das Helligkeitsverhältnis ist von Bedeutung. Das ist gleichbedeutend mit der Aussage, die Tiere verhielten sich unter den gegebenen Versuchsbedingungen wie farbenblind.

Unterstellt man diese Aussage als richtig, kann man die beiden Kurven als zwei Ereignisse aus der gleichen Grundgesamtheit interpretieren. Dann wäre aber auch das Mittel aus den Werten beider Kurven an einer gegebenen Stelle ein besserer Schätzer für den tatsächlichen Wert. Mittelt man die Werte also in dieser Weise, erhält man die Kurve von Abb. 15 b. Sie weist drei Maxima an den Stellen auf, an denen zuvor die Nebenmaxima bzw. Flankenbuckel der Einzelkurven lagen, also bei 350, 470 und 570 nm.

C.5. Eiablage

C.5.1. Auswertbarkeit von Ei- bzw. Gelegezahlen

Sofern nichts anderes vermerkt ist, beziehen sich die Berechnungen und Aussagen in diesem Kapitel auf Freiland-Versuche; die Labor-Versuche werden nur als Vergleich und als Interpretationshilfen verwendet.

Als Gelege wurden alle Ereignisse gewertet, die als Ablageversuch zu betrachten sind. Daher wurden auch leere, mit Afterwolle bedeckte "Gelege" als solche gezählt. Zerstreute Eier wurden nicht als Gelege bewertet, da sie zumeist von bereits altersschwachen Weibchen gelegt werden und damit nicht sehr aussagekräftig sind. Die Eizahlen wurden auf 5, bei großen Gelegen auf 10 Eier genau gezählt. Schwierigkeiten hierbei ergaben sich dadurch, daß die Eier in bis zu drei Lagen übereinander abgelegt werden.

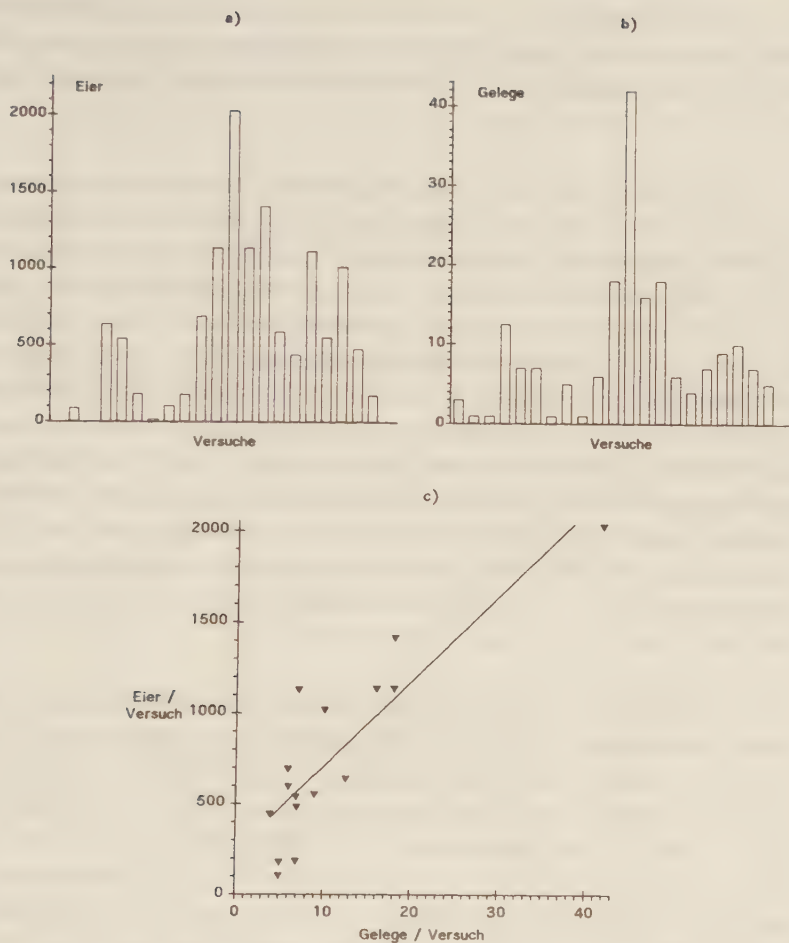


Abb. 16 Eiablageversuche (Freiland)

Abszissen in a, b: Einzelversuche (in zeitlicher Reihenfolge)

a) Eier je Versuch;

b) Gelege je Versuch;

c) Korrelation von Ei- und Gelegezahl

Für die Auswertung wurden nur Versuche verwendet, die mehr als 3 Gelege bzw. mehr als 100 Eier ergeben hatten. Somit werden 4 Labor-Versuche mit 122 Gelegen (8.505 Eiern) sowie 16 Freiland-Versuche mit 180 Gelegen (12.279 Eiern) herangezogen.

Die Anzahl der Eier bzw. Gelege pro (Freiland-)Versuch schwankt stark (Abb. 16). Dies ist in Anbetracht der unterschiedlichen Besatzzahlen und des unterschiedlichen Zustandes der Tiere (Alter) nicht verwunderlich, wird aber noch zu diskutieren sein. Die Schwankungen bei den Ei- und den Gelegezahlen verlaufen etwa parallel, das durchschnittliche Gelege enthält also immer eine annähernd gleiche Anzahl Eier: Ei- und Gelegezahlen sind sehr gut korreliert (Korrelationsfaktor 0,86) und damit für die Auswertung als etwa gleichwertig zu betrachten (Abb. 16 c). Um die Zahlen aus verschiedenen Versuchsdurchläufen besser vergleichen zu können, wurden sie in Prozent der Gesamtzahl pro Versuch ausgedrückt. Wo für Vergleiche die Werte über mehrere Versuche aufaddiert werden, ergeben sich daher kumulative Prozentwerte, die auch höher als 100% liegen können.

Die Anzahl Gelege, die ein Weibchen im Laufe seines Lebens produzieren kann, hängt von einigen Faktoren ab, die auf das Raupen-, Puppen- oder Falterstadium einwirken. Jede übermäßige Belastung wirkt dabei verringernd. Solche Belastungen sind z.B. unzureichendes Nahrungsangebot im Raupenstadium, zu große Trockenheit und damit Flüssigkeitsverlust im Puppenstadium oder Wassermangel in der Imaginalphase. Unter günstigen Bedingungen kann ein Weibchen im Laufe von rund zehn Tagen etwa ein Dutzend Gelege mit insgesamt rund 1000 bis 1500 Eiern hervorbringen (s. A.1.1.). Dabei sind die letzten Gelege in der Regel wesentlich kleiner als die ersten drei oder vier.

Für die vergleichsweise geringe Gelegegröße und -zahl während der Versuche gibt es vor allem drei Ursachen. Erstens und vor allem wurden die Tiere während der Versuche nicht mit Wasser versorgt. Eine ungehinderte Wasseraufnahme ist aber eine Voraussetzung für zügige Ablage (s. B.1.1. und E.8.2.). Zweitens ist der Ablagezylinder, trotz seiner hohen Attraktivität, längst nicht so anziehend wie es z.B. Grasblätter wären; vor allem hat er nicht die "richtige" Struktur und den "richtigen" Geruch bzw.

Geschmack. Dies führt zu einer längeren Suchphase vor der Ablage. Drittens ist die Besatzdichte relativ hoch und damit die Anzahl der Störungen groß; daraus resultiert eine höhere Abbruchrate.

C.5.2. Attraktivität des Ablagezylinders

Die Gesamtoberfläche in der Kuppel beträgt 12.493 cm², davon beläuft sich die Zylinderoberfläche auf 943 cm². Der Deckel des Zylinders braucht nicht berücksichtigt zu werden, da er der Fläche entspricht, die durch den Zylinderboden der Grundfläche abgeht. Das Verhältnis von "Kuppelinnenfläche" zu Zylinderoberfläche beträgt somit etwa 13,3 : 1. Bei zufälliger Gleichverteilung wären auf dem Zylinder etwa 7,5% der insgesamt abgesetzten Gelege zu erwarten. Tatsächlich wurden aber im Labor annähernd 100 %, im Freiland immer noch etwa 65%, also etwa 2/3 aller Gelege auf dem Zylinder abgesetzt (Tab 5). Der Zylinder wurde damit eindeutig als Ablagesubstrat bevorzugt.

Tab. 5: Attraktivität des Ablagezylinders (Freiland)

Versuch	Gelege Zylinder	Gelege Kuppel	Gelege insgesamt	Gelege-% Zylinder	Gelege-% Kuppel
4	13	1	14	92,6	7,4
5	7	5	12	58,3	41,7
6	7	2	9	77,8	22,2
8	5	6	11	45,5	54,5
10	6	27	33	18,2	81,8
11	18	4	22	81,8	18,2
12	42	12	54	77,8	22,2
13	16	3	19	84,2	15,8
14	18	6	24	75,0	25,0
15	6	2	8	75,0	25,0
16	4	11	15	26,7	73,3
17	7	13	20	35,0	65,0
18	9	12	21	42,9	57,1
19	10	2	12	83,3	16,7
20	7	0	7	100,0	0
21	5	2	7	71,4	28,6
Summe	180	108	287,5	1045,4	554,6
Mittelwert	11,2	6,8	18,0	65,3	34,7
Stand.abw.	9,4	6,9	12,0	24,5	24,5

WICHTIG: Im Folgenden werden nur die Gelege bzw. Eier auf dem Zylinder als Bezugswert betrachtet und für weitere Berechnungen zu 100% gesetzt.

C.5.3. Farburnabhängige Effekte

C.5.3.1. Himmelsrichtung

Die Legetätigkeit ist zwischen Mitternacht und Morgen am größten (W. W. PAGE, persönl. Mitteilung; eigene Beobachtungen). Die räumliche Ausrichtung der Kuppel könnte daher einen Einfluß auf den Ort der Ablage ausüben. Vor allem könnte die der Morgendämmerung zugewandte Seite der Kuppel bevorzugt werden oder auch benachteiligt sein. Ein solcher Effekt ist aber an den vorhandenen Daten nicht feststellbar.

C.5.3.2. Verteilung auf dem Zylinder

Unterteilt man den Ablagezylinder in die drei Abschnitte "unten", "Mitte" und "oben", so sind die Eier und Gelege keineswegs gleichmäßig über diese drei Zonen verteilt. Vielmehr wird das obere Drittel stark bevorzugt (Tab 6 und Abb. 17).

Dieser Effekt ist allerdings ein Hälterungsartefakt, der keine Rückschlüsse auf das Freilandverhalten zuläßt. Er beruht darauf, daß in Käfigen häufig eine Art "Motivationsmischung" auftritt. In diesem Fall sind es die "Ablagemotivation" und die "Fluchtmotivation". Aufgrund dieses Konfliktes laufen oder fliegen Insekten ganz generell in Käfigen an den Wänden aufwärts, bis sie entweder freien Flugraum oder die Käfigdecke erreicht haben (s. D.5.1.).

Tab. 6: Bevorzugung des Ablageortes (oben-Mitte-unten)

Versuch	Eier oben	Eier% oben	Eier Mitte	Eier% Mitte	Eier unten	Eier% unten	Gelege oben	Gelege% oben	Gelege Mitte	Gelege% Mitte	Gelege unten	Gelege% unten	Summe Eier	Summe Gelege
4	620	96,9	0	0,0	20	3,1	8	60,0	3	24,0	2	16,0	640	13
5	372	68,6	85	15,7	85	15,7	6	85,7	0,5	7,1	0,5	7,1	542	7
6	183	100,0	0	0,0	0	0,0	7	100,0	0	0,0	0	0,0	183	7
8	51	47,7	0	0,0	56	52,3	4	80,0	0	0,0	1	20,0	107	5
10	512	74,0	180	26,0	0	0,0	5	83,3	1	16,7	0	0,0	692	6
11	746	65,5	223	19,6	170	14,9	13	72,2	3	16,7	2	11,1	1139	18
12	716	35,1	645	31,7	675	33,2	13	31,0	14	33,3	15	35,7	2037	42
13	740	64,9	240	21,1	160	14,0	9	56,3	3	18,8	4	25,0	1140	16
14	805	56,9	600	42,4	10	0,7	11	61,1	6	33,3	1	5,6	1415	18
15	240	40,7	310	52,5	40	6,8	2	33,3	3	50,0	1	16,7	590	6
16	360	81,8	0	0,0	80	18,2	3	75,0	0	0,0	1	25,0	440	4
17	892	79,5	115	10,2	115	10,2	6	85,7	0,5	7,1	0,5	7,1	1122	7
18	495	89,2	20	3,6	40	7,2	7	77,8	1	11,1	1	11,1	555	9
19	959	94,1	60	5,9	0	0,0	9	90,0	1	10,0	0	0,0	1019	10
20	320	66,7	25	5,2	135	28,1	4	57,1	0,5	7,1	2,5	35,7	480	7
21	53	29,8	60	33,7	65	36,5	2	40,0	1	20,0	2	40,0	178	5
I	8064	1091,4	2563	267,6	1652	241,1	108,5	1088,6	37,5	255,3	33,5	256,2		

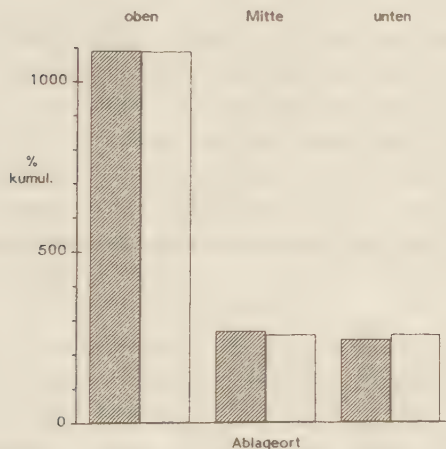


Abb. 17 Höhenverteilung der Eier auf dem Ablagezylinder (Freiland)
schraffiert: Eier, weiß: Gelege

C.5.3.3. Dichteeinflüsse

Wie oben bereits erwähnt, sind die ersten Gelege junger Weibchen im Durchschnitt größer als die letzten Gelege alter Weibchen. Eine gegebene Zahl Gelege oder Eier in einem Versuch kann somit auf verschiedene Weise zustandekommen: entweder legen zahlreiche alte Weibchen kleine Gelege oder wenige junge Weibchen große Gelege.

Umwelteinflüsse wirken sich u.U. sehr direkt auf die Legetätigkeit aus. Da ein Weibchen pro Nacht etwa eine Eimenge ablegt, die der Menge Wasser entspricht, die es zuvor aufnehmen konnte (W.W. PAGE, pers. Mitt.), werden die Tiere in trockenen Nächten nur kleine oder jedenfalls weniger Gelege absetzen.

Alte Tiere bewegen sich nicht mehr so viel wie junge. Zudem verlieren sie oft ihre Krallen und können dann nicht mehr am Ablagezylinder aufwärtslaufen. Der oben geschilderte Effekt, daß die Eier möglichst hoch abgelegt werden, verliert sich bei ihnen daher wieder.

Bei gegebener Besatzdichte der Kuppel wird daher

1. die Anzahl der Eier und Gelege stark streuen,
2. die Korrelation von Ablageort und Anzahl der Eier bzw. Gelege bei kleinen Stückzahlen gering sein,
3. bei hohen Ei- bzw. Gelegezahlen die Korrelation besser sein, da dann relativ viele junge Tiere mit größeren Gelegen und einheitlicherer Ablegeneigung das Gesamtergebnis bestimmen werden.

Anders formuliert, kann man - bei vielen alten Tieren im Versuch - relativ wenige, zudem kleine, ziemlich "tief" abgelegte Gelege erwarten. Bei vielen jungen Tieren wird man mit (je nach Fütterungszustand) mehr oder weniger vielen, großen Gelegen rechnen, die zum überwiegenden Teil "oben" abgesetzt werden.

Im Normalfall hat man allerdings ein Gemisch von Tieren mehr oder weniger bekannten Alters, aber unbekannter Legeneigung. - Trägt man daher die Anzahl der Gelege pro Versuch gegen die Prozentzahl im jeweiligen Höhendrittel auf, sieht man unmittelbar

die zu erwartende, starke Streuung. Die Korrelation ist gering, wie es vorausgesagt wurde (Korrelations-Koeffizienten: oben -0,47, Mitte 0,45, unten 0,26; Abb. 18).

Die Lage der Regressionsgeraden widerspricht jedoch auf den ersten Blick der oben getroffenen Aussage, daß bei höherer Legetätigkeit das Gesamtbild stärker von den "oben" ablegenden, ablagestarken Tieren geprägt sein sollte. Tatsächlich zeigt sich hier aber ein weiterer Effekt, der mit der "Flächendichte" legender Tiere zusammenhängt.

Das Absetzen eines Geleges dauert meist ein bis mehrere Stunden. Sind zahlreiche legewillige Tiere vorhanden, werden sie sich gegenseitig stören. Dabei kann der Legevorgang abgebrochen werden. In diesem Fall wird man wieder relativ kleine, aber möglicherweise zahlreichere Gelege erwarten. Außerdem wirken frisch gelegte Eier auf andere legewillige Tiere in gewisser Weise abschreckend. Die Art dieser Abschreckung ist vermutlich olfaktorisch, da der Effekt sich nach einiger Zeit verliert.

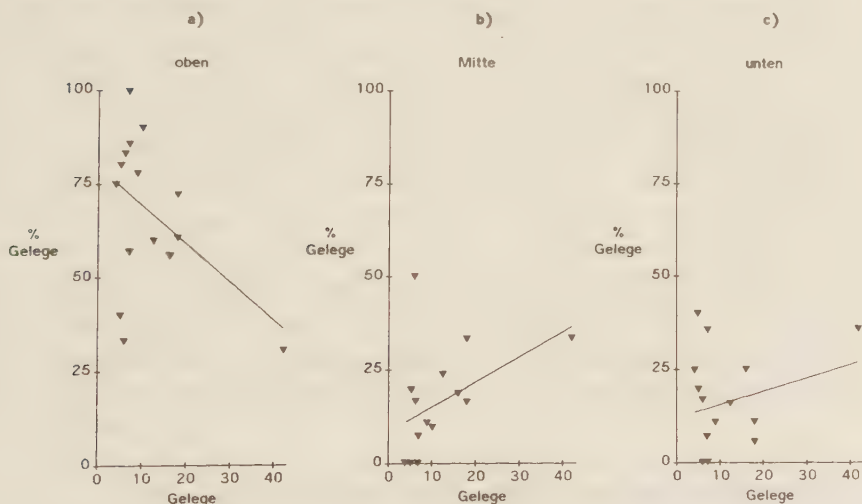


Abb. 18 Farbunabhängige Effekte bei der Eiablage I

Abhängigkeit der Verteilung der Gelege auf dem Ablagezylinder von der Gesamtzahl der Gelege je Versuch (s. Text)

In Abb. 19 wird die Anzahl der Eier pro Versuch gegen die Prozentzahl im jeweiligen Höhendrittel aufgetragen. Für die Versuche, die mehr bzw. weniger als 1000 Eier erbracht haben, wurden getrennt Regressionsgeraden und Korrelationskoeffizienten berechnet. Hierbei zeigen sich in der Tat die Effekte, die soeben geschildert wurden: Bei weniger als 1000 Eiern pro Versuch ist die Anzahl der Eier im unteren Drittel mit der Gesamtzahl negativ korreliert (Korrelations-Faktor $-0,67$). Die Anzahl im mittleren Drittel ist nur schwach ($0,23$), die im oberen Drittel etwas stärker positiv ($0,31$) mit der Gesamtzahl korreliert. Bei rechnerisch etwa 700 bis 800 Eiern ist ein Umschlagpunkt erreicht; von hier ab nimmt die relative Eizahl "oben" ab, in der Mitte und unten jedoch zu. Dabei ist die Korrelation jetzt wesentlich besser (unten: $0,75$, Mitte: $0,65$, oben: $-0,89$). Die "Mitte" hat den kleinsten Korrelations-Koeffizienten; hier überlagern sich die abnehmende Tendenz des oberen Drittels und die zunehmende Tendenz des unteren Drittels.

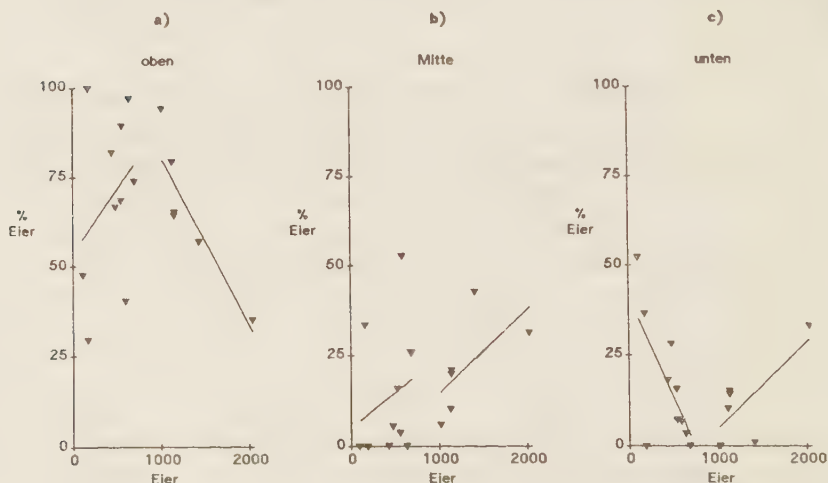


Abb. 19 Farbumabhängige Effekte bei der Eiablage II

Abhängigkeit der Verteilung der Eier auf dem Ablagezylinder von der Gesamtzahl der Eier je Versuch (s. Text)

C.5.4. Kontrastwirkungen

Die Farbpapierstreifen waren auf weißem Filterpapier oder matt-schwarzem Karton befestigt, die als Hintergrund dienten. Je nachdem, ob der "weiße" oder der "schwarze" Hintergrund verwendet wurde, änderte sich der Kontrast der Farbpapiere. Sofern die Tiere senkrechte Kanten mit einem Kontrastsprung als Blattkanten interpretierten, mußte hierbei entweder die dunklere oder die hellere Fläche als "Blatt" und die jeweils andere Fläche als "Zwischenraum" aufgefaßt werden. Wäre für diese Beurteilung nur der Kontrastsprung verantwortlich, also ohne Bewertung der "Farbe", müßte bei Verwendung eines der beiden Hintergründe die Ablage bevorzugt auf den Farbstreifen, bei Verwendung des anderen auf den Zwischenstreifen erfolgen.

In allen Fällen war das Farbpapier im gesamten untersuchten Spektralbereich dunkler als der weiße Hintergrund. Oberhalb von etwa 300 nm waren die Farbpapiere heller als der schwarze Hintergrund; unterhalb 300 nm reflektierten sie etwas weniger. Hier waren die Remissionswerte allerdings generell schon sehr klein, so daß der Meßfehler relativ bestimmend wurde. Grundsätzlich wurde der Zweck erreicht, mit einem Wechsel des Hintergrundes eine Kontrastumkehr zu erzielen.

Es kann nicht angegeben werden, an welcher Stelle eines Geleges das Tier mit dem Absetzen begonnen bzw. geendet hat. Da seine Bewegungsfreiheit durch keine räumlichen Schranken eingeschränkt wurde, konnte es das angefangene Gelege in eine beliebige Richtung, also auch quer über den Zwischenstreifen zur nächsten Farbe, fortsetzen. Die eigentliche Wahl wurde aber bereits vor dem Beginn der Ablage getroffen! Die Häufigkeit nicht vorzugsweise senkrechter, sondern mehr quer liegender Gelege wurde zwar nicht zahlenmäßig erfaßt, war aber nach meinem subjektiven Eindruck gering.

Die prozentuale Anzahl Gelege auf den Zwischenstreifen war 1. bei weißem und schwarzem Hintergrund gleich groß und 2. in beiden Fällen geringer als es dem flächenmäßige Anteil der Zwischenstreifen an der Zylinderfläche entspräche (Tab. 7). Entweder werden sowohl sehr dunkle als auch sehr helle Flächen bei der

Ablage gemieden oder die Eindrücke "weiß" und "schwarz" können von "farbigen" Eindrücken unterschieden werden.

Tab. 7: Ablage auf den schwarzen/weißen Zwischenstreifen
(Freiland, Gelege)

Vers.-Nr	s/w	#	Σ	%
4	s	2	12,5	16,0
5	s	2	7	28,6
6	s	3	7	42,9
8	w	3	5	60,0
10	w	1	6	16,7
11	w	2	18	11,1
12	w	7	42	16,7
13	w	3	16	18,8
14	w	1	8	5,6
15	s	1	6	16,7
16	s	1	4	25,0
17	s	2	7	28,6
18	s	1	9	11,1
19	s	0,5	10	5,0
20	s	0	7	0,0
21	s	1	5	20,0
Xs	19,4	Xw	17,5	
s	11,3	s	13,4	
n	10	n	6	

mit #: Anzahl der Gelege auf den Zwischenstreifen, Σ : Summe der Gelege pro Versuch, Xs/w: Mittelwert bei schwarzen bzw. weißen Zwischenstreifen, s: Standardabweichung, n: Anzahl der Versuche

C.5.5. Eiablage und Farbe

C.5.5.1. Einzelne Farbstreifen

Um die farbusabhängigen Einflüsse, wie sie oben geschildert wurden, möglichst aus der Auswertung herauszuhalten, wird im folgenden meist mit Eizahlen gerechnet, die in Prozent pro Versuch angegeben werden. Jeder Versuchsdurchgang kann als unabhängiger "Wurf" angesehen werden; bei der Auswertung von Absolutzahlen dominieren jedoch die Versuche mit hoher Eizahl unverhältnismäßig stark. Ist zudem die Gelegegröße auf "bevorzugten" Streifen grö-

ßer als auf nicht so attraktiven Streifen, gibt die Eizahl hier ein etwas feineres Maß als die Gelegezahl.

Die Ei- und Gelegezahlen auf den 21 Farbstreifen schwanken sehr stark. Es ist nicht möglich, eine Bevorzugung eines einzelnen oder einer Gruppe von benachbarten Streifen zu erkennen (Tabelle A 24 [Anhang], Freilanddaten). Damit kommt keine der angebotenen Farben einem ggf. vorhandenen internen Schema nahe genug, um allein attraktiv zu sein.

C.5.5.2. Farben "Violett" bis "Rot"

Trägt man die durchschnittliche Prozentzahl der Eier pro Versuch gegen die Farben Violett bis Rot auf, so ergeben sich zwei Befunde: die Zahlen unterscheiden sich für die Labor- und die Freilandversuche deutlich, und sie entsprechen offenbar keiner statistischen Zufallsverteilung (Abb. 20).

Der statistische Vergleich der Verteilung der Gelege mit einer Gleichverteilung (χ^2 -Test, Tab. 8) ergibt, daß die Labor-daten auf dem 95%-Niveau nicht signifikant sind. Es erscheint aber immerhin aussichtsreich, die Datenbasis zu vergrößern. Die Werte für die Freilandversuche sind dagegen signifikant auf dem 99%-Niveau, wobei vor allem die Werte für Violett und Zitronengelb zu dieser Signifikanz beitragen.

Beim Vergleich der Kurven stellt sich der subjektive Eindruck ein, die bevorzugte Ablagefarbe habe sich beim Übergang von Labor- zu Freilandversuchen um ein bis zwei Farben zum rechten, "roten" Ende hin verlagert. Dieser Eindruck hilft aber zunächst nicht weiter, da die Farbpapiere über weite Spektralbereiche remittieren und somit keine Aussagen über die tatsächlich betroffenen Wellenlängen möglich sind.

Tab. 8:

Chi²-Test: Eiablage Streifenzylinder Labor/Freiland (Gelege)

Labor					Freiland				
m	n _i	n _i - $\Sigma n_i / 7$	(n _i - $\Sigma n_i / 7$) ²		m	n _i	n _i - $\Sigma n_i / 7$	(n _i - $\Sigma n_i / 7$) ²	
V	21	3,57	12,76	0,7	V	9	-16,71	279,37	10,9
H	21,5	4,07	16,58	1,0	H	24	-1,71	2,94	0,1
B	25	7,57	57,33	3,3	B	24	-1,71	2,94	0,1
G	17,5	0,07	0,01	0,0	G	29	3,29	10,80	0,4
Z	11	-6,43	41,33	2,4	Z	42,25	16,54	273,43	10,6
O	9,5	-7,93	62,86	3,6	O	26,75	1,04	1,07	0,0
R	16,5	-0,93	0,86	0,0	R	25	-0,71	0,51	0,0
Σ	122	0,00	191,71	11,0	Σ	180	0,00	571,05	22,2
			V =	11,0				V =	22,2
			chi ² =	12,6				chi ² =	16,8
			n.s. (95%)					signifikant	(99%)

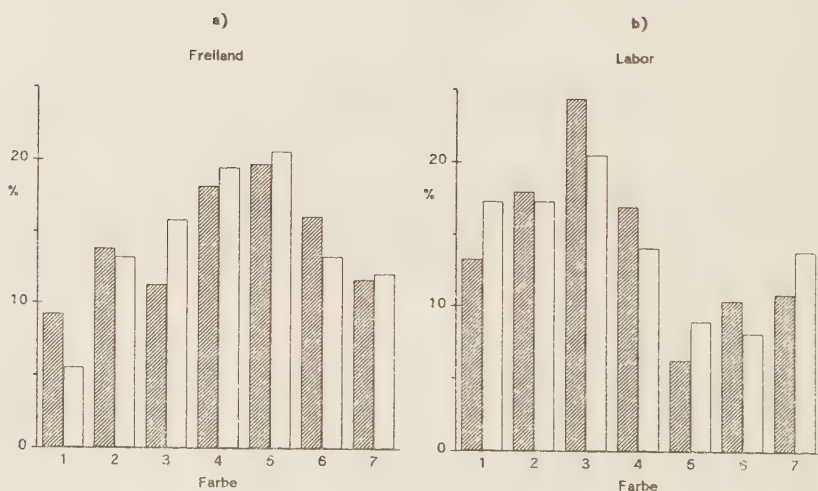


Abb. 20 Verteilung der Eier auf die Farbpapiere

schraffiert: Eier, weiß: Gelege

Farben: 1 Violett, 2 Hellblau, 3 Blaugrün, 4 Gelbgrün, 5 Zitronengelb, 6 Orange, 7 Rot (vergl. Abb. 6)

a) Freiland; b) Labor

C.5.5.3. Aufteilung der "Farben" in Spektralbereiche; Modelle

Um die Unterschiede in der Belegung der einzelnen Farben differenzierter bewerten zu können, wurde ein Verfahren gesucht, das es erlaubt, die Attraktivität nicht mehr auf Farbstreifen, sondern auf Wellenlängenbereiche zu beziehen.

Ausgangspunkt der folgenden Überlegungen sind dabei die Remissions-Meßwerte, die oben bereits vorgestellt wurden (B.7.2., Abb. 6). Es sind verschiedene Verfahren denkbar, die pro Farbe abgelegten Eier auf die einzelnen Spektralbereiche zu verteilen. Welches Verfahren angemessen ist, hängt von den Modellen ab, die zu überprüfen sind.

Aussagen sind nur in Wellenlängenbereichen zu erwarten, in denen die Papiere sich in ihren Remissionseigenschaften unterscheiden. Da im Bereich unterhalb von etwa 360 nm zwischen den Farbpapieren keine verwertbaren Unterschiede mehr zu finden sind, werden nur die 20 Meßpunkte von 360 bis 740 nm verwendet.

Das simpelste Modell (Hypothese A) nimmt an, daß die Eier über alle Streifen gleichmäßig verteilt seien und weder die Wellenlänge noch die Höhe der Remissionswerte eine Rolle spielten. Rechentechnisch werden jedem der 20 Punkte $1/20$ der Eiprozente zugeordnet, die die jeweilige Farbe insgesamt erbracht hat. - Dieses Modell erlaubt allerdings nur Aussagen, die völlig denen von C.5.5.2. entsprechen. Streng genommen ist es sogar das gleiche Modell, da sich die betrachteten Werte lediglich um einen konstanten Faktor unterscheiden.

Den beiden folgenden Hypothesen B und C liegt dagegen eine Modellrechnung zugrunde, die die unterschiedlichen Remissionswerte der Papiere bei der Verteilung der erzielten Eiprozente berücksichtigt.

Die pro Versuch auf einer bestimmten Farbe abgelegte Ei-Prozentzahl wird über die Wellenlängenbereiche verteilt. Dabei bekommt jeder der 20 Punkte so viele Ei-Prozente zugeteilt, wie es seinem Remissionswert in Relation zur Summe aller Remissionswerte entspricht. Formelmäßig erhält also Punkt X

mit Rem_a := Remissionswert des Punktes a, ΣRem := Summe aller Remissionswerte des jeweiligen Papiers, $\text{Ei}\%$:= Prozentzahl der Eier auf der jeweiligen Farbe im jeweiligen Versuch.

Das Ergebnis ist eine Zahlenreihe, in der die bisherigen Remissionswerte durch relative Ablage-Prozentzahlen ersetzt sind. Das gleiche Verfahren wird für alle Punkte aller Farben sowie für alle Versuche durchgeführt. Indem man nun diese Ablagewerte am Punkt X über alle Farben und alle Versuche aufsummiert und durch die Anzahl der Versuche dividiert, erhält man einen prozentualen Durchschnittswert Y für jeden Punkt X. Die Summe aller Werte Y über alle Punkte X ist entsprechend 100 (= 100%).

Hypothese B besagt, daß alle Wellenlängenbereiche gleich attraktiv seien und nur die Höhe der Remission eine Rolle spiele.

Addiert man die Remissions-Prozentwerte aller Farbpapiere an jedem Punkt X, erhält man einen Summenwert Y'. Summiert man alle Y' über alle Punkte X, ergibt sich eine Gesamtsumme $\Sigma Y'$, die natürlich größer 100 ist. Anschließend wird diese Summe $\Sigma Y'$ durch 100 dividiert. Man erhält so einen Korrekturwert ($\Sigma Y'/100$). Teilt man nun alle Y' durch diesen Korrekturwert, erhält man die gewünschte Zahlenreihe mit dem Summenwert 100 (Abb. 21 a). - Träfe Hypothese B zu, müßten die Werte von Y zu den Werten von Y' parallel laufen.

Hypothese C geht von der Annahme aus, bei gleicher Helligkeit spiele nur die Wellenlänge eine Rolle.

Die Zahlenwerte Y" für diese Hypothese erhält man, wenn man wie in Formel (1) vorgeht, anstelle des Faktors $\text{Ei}\%$ jedoch die Durchschnittswahrscheinlichkeit $1/7 = 14,286\%$ einsetzt (Abb. 21 b).

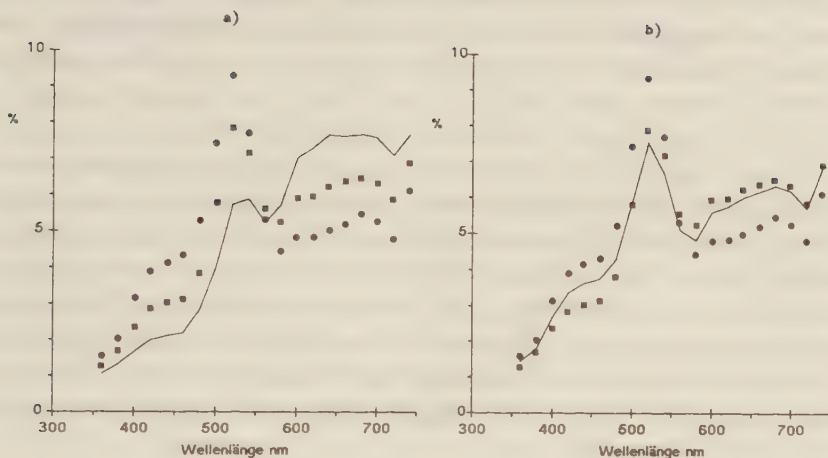


Abb. 21 Theoretische Verteilungen I

Symbole - Freilanddaten: ■, Labordaten: ●, Hypothese: —

- a) Hypothese B: Eier werden farbumabhängig auf die am stärksten remittierenden Papiere gelegt;
- b) Hypothese C: Eier werden gleichmäßig über alle Papiere verteilt

C.5.5.4. Verteilung der Eier über das Spektrum

Nach Abb. 21 passen sich die Werte sowohl der Labor- als auch der Freilandversuche der Hypothese C besser an als der Hypothese B. Unterhalb 560 nm verläuft die hypothetische Kurve B stets deutlich unterhalb, oberhalb von 560 nm oberhalb der tatsächlichen Werte. Hieraus läßt sich nur entnehmen, daß der Bereich unterhalb von 560 nm eine größere, oberhalb von 560 nm eine geringere Rolle spielt, als es der Hypothese B entspricht (Abb. 21 a).

Unerwartet ist die Verteilung der Labor- und Freilandwerte um die Kurve der Hypothese C (Abb. 21 b). Im Bereich von 360-500 nm liegen die Freilandwerte darunter, die Laborwerte darüber. Im Bereich von 580-740 nm liegen umgekehrt die Laborwerte darunter

und die Freilandwerte darüber. Im Bereich zwischen 500-580 nm liegen sowohl die Labor- als auch die Freilandwerte über den Werten der Hypothese C. Man kann durchaus den Eindruck haben, die "Basis" von Labor- und Freilandversuchen sei gegenüber der Hypothese verkippt.

Um den Kurvenverlauf aus Abb. 21 b weiter interpretieren zu können, müssen weitere Annahmen gemacht werden. Erstens sollte das Verhalten der Tiere im Labor und im Freiland prinzipiell gleich sein. Zwar ist bei Labortieren immer mit Domestikationserscheinungen zu rechnen, aber diese betreffen in aller Regel zuerst morphologische Merkmale und variable Verhaltensstrukturen, etwa Aktivitätsraten. Grundlegende Verhaltensmuster, wie der gesamte Bereich des Reproduktionsverhaltens, werden dagegen sehr konservativ beibehalten.

Des weiteren bestehen zwischen den Verhältnissen im Labor und im Freiland wichtige Unterschiede. Diese betreffen vor allem die spektrale Zusammensetzung des Umgebungslichtes. So ließe sich die Verkipfung der Basislinie gegenüber der theoretischen Gleichverteilungskurve z.T. dadurch erklären, daß das Umgebungslicht bei den Laborversuchen mehr kurzwellige Anteile, bei den Freilandversuchen mehr langwellige Anteile aufwies. Letzteres ist unmittelbar einleuchtend, wenn man die relativ langen Zeiten der Abend- und Morgendämmerung bedenkt, in denen der Anteil der roten und gelben Wellenlängenbereiche vergleichsweise groß ist. Gerade während der Morgendämmerung herrscht noch eine recht hohe Legetätigkeit.

Schließlich ist der für die Tiere nutzbare Wellenlängenbereich kleiner als der Umfang des Meßbereichs. So ist es ausgesprochen unwahrscheinlich, daß der Bereich oberhalb etwa 650 nm für die Tiere noch eine praktische Bedeutung hat. Zumindest in diesem Bereich sollten daher die Werte parallel zur Gleichverteilungskurve verlaufen, da sie nicht real, sondern nur durch die Art der Umrechnung entstanden sind.

Um die Kippung der Basis zu kompensieren, wurden die Y"-Werte für die folgenden, abgewandelten Hypothesen neu berechnet: Zur Angleichung der Laborwerte werden die "Belegungswahrscheinlichkeiten" für die vorwiegend im kürzerwelligen Bereich remittierenden Papiere V, H und B von $1/7$ ($=14,286\%$) auf $(1/7 + 1,7/49)$ ($=17,755\%$) angehoben, für die im langwelligen Bereich remittierenden Papiere Z, O und R auf $(1/7 - 1,7/49)$ ($=10,816\%$) abgesenkt. Papier G bleibt bei $1/7$ (Hypothese C 2). Um die Freilandwerte anzugleichen, werden die Wahrscheinlichkeiten für V, H und B auf $(1/7 - 0,9/49)$ ($=12,450\%$) gesenkt, die für Z, O und R auf $(1/7 + 0,9/49)$ ($=16,122\%$) angehoben. Papier G bleibt wiederum bei $1/7$ ($=14,286\%$) (Hypothese C 3) (Abb. 22 a). Auf diese Weise wird das Ziel angestrebt, über differenzierte Manipulation an den "Farben-Belegungswahrscheinlichkeiten" tatsächlich nur den Einfluß der Beleuchtung zu simulieren. Die Y-Werte fügen sich den so errechneten Y"-Werten wesentlich besser an (Abb. 22 b).

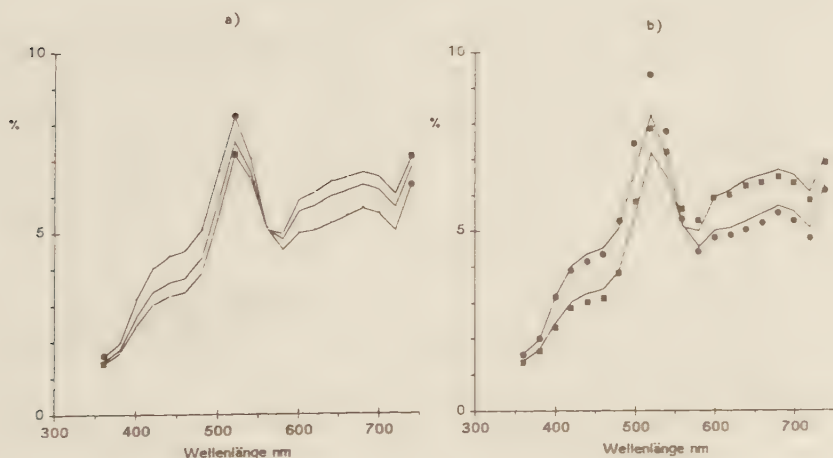


Abb. 22 Theoretische Verteilungen II

Weiterentwicklung der Hypothese C aus Abb. 21 b; Symbole wie in Abb. 21

a) Kippungen der hypothetischen Kurve;

b) die angepaßten hypothetischen Kurven und die experimentellen Daten

Zur Auswertung werden die Y'' -Werte der Gleichverteilungshypothese von den Y -Werten der Labor- bzw. Freilandexperimente subtrahiert. Das so erhaltene "Differenzspektrum" ist bei unarbeiteter Hypothese allerdings schwer deutbar (Abb. 23 a). Für die Laborwerte ergibt sich bei 500-520 nm ein Maximum, das allerdings dadurch überhöht erscheint, daß die Werte anschließend auf unter Null fallen. Umgekehrt wird ein ähnliches Maximum bei den Freilandwerten anscheinend nur dadurch "verbraucht", daß die Werte von unter auf über Null ansteigen.

Für die bearbeiteten Hypothesen laufen die Differenzspektren für Labor- und Freilandversuche nahezu parallel, womit der Forderung Genüge getan wird, Labor- und Freilandtiere sollten sich im Prinzip gleich verhalten (Abb. 23 b). Im langwelligen Bereich (> 680 nm) verlaufen die Kurven nahezu parallel zur 0-Linie, womit eine weitere Erwartung bestätigt ist.

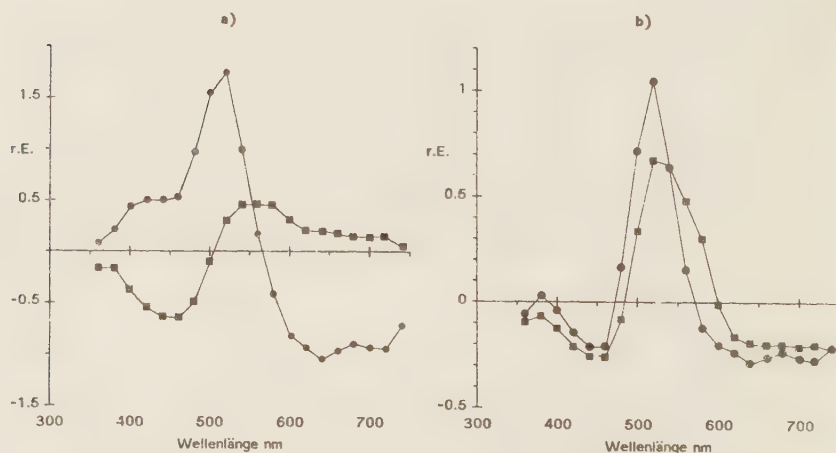


Abb. 23 Differenzspektren I

Symbole - Freilanddaten: ■, Labordaten: ●

- a) Differenzspektren aus den experimentellen Daten und der hypothetischen Kurve aus Abb. 21 b;
- b) Differenzspektren aus den experimentellen Daten und den hypothetischen Kurven aus Abb. 22 b

Diese Differenzspektren stellen die eigentlichen Meßergebnisse dar. Man kann daraus folgende Schlüsse ziehen:

1. Der für die Eiablage wichtige Wellenlängenbereich liegt zwischen 460 und 620 nm und hat sein Attraktivitätsmaximum bei 500-540 nm.
2. Der Bereich oberhalb etwa 640 nm trägt zur Ablage-Attraktivität offenbar nicht bei.
3. Im kurzwelligen Bereich ist der Kurvenverlauf undeutlich. In diesem sind die Remissionswerte aller Papiere klein, somit relative Meßfehler unverhältnismäßig bedeutend. Daher ist nicht völlig sicher, ob die Andeutung eines Nebenmaximums um 380 nm real ist.

Wenn diese Schlüsse richtig sind, sollten die Farben V und R besonders wenig attraktiv sein; O und Z sollten bereits attraktiver sein; H, B und G sollten beinahe gleich attraktiv sein, wobei Unterschiede höchstens durch die unterschiedlichen Absoluthöhen der Remissionswerte bedingt wären.

C.5.5.5. Simulationen

Es müßte möglich sein, die tatsächlichen Ablagewerte auf den Farbstreifen zu simulieren, indem man nur eine oder zwei der theoretisch besonders attraktiven Farben höhere Ablagewahrscheinlichkeiten zuordnet.

Abb. 24 a zeigt eine solche Simulation. Hier wurde die relative "Ablagewahrscheinlichkeit" für eine Farbe, nämlich G, so manipuliert, daß die Differenz zwischen der so erhaltenen und der tatsächlichen Kurve möglichst gering wurde. Wie die Abbildung zeigt, ist es nicht möglich, die Differenz auf Null zu verringern. Da sich die Rest-Differenzen annähernd spiegelsymmetrisch zu 550 nm verhalten, war die ursprünglich vorgenommene Kompensation vielleicht nicht ganz ausreichend. Derartige Spekulationen gehen aber meines Erachtens trotz ihrer Plausibilität bereits über die Tragfähigkeit des Datenmaterials hinaus.

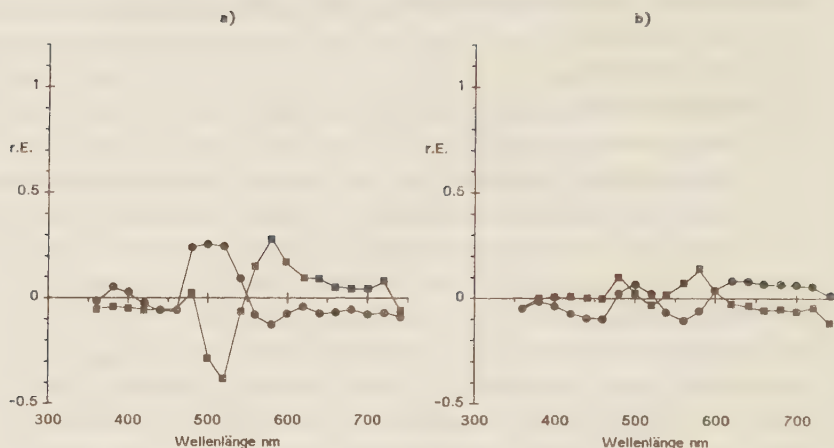


Abb. 24 Differenzspektren II

Symbole wie in Abb. 23

Simulation der experimentellen Daten durch Variation der "Ablageattraktivität" einzelner Farbstreifen: bei erfolgreicher Simulation verschwindet die Differenz

a) Variation nur eines Farbstreifens;

b) Variation zweier Farbstreifen

Abbildung 24 b zeigt eine Simulation, in der zwei Farben eine relativ erhöhte "Ablagewahrscheinlichkeit" zugeordnet wurde. Nun gelingt die Verringerung der Restdifferenz bereits wesentlich besser. Dies besagt allerdings schon nicht mehr viel, da die theoretisch den Farben zuzuordnenden Ablagewahrscheinlichkeiten sich den tatsächlich gefundenen Prozentwerten schon stark annähern, also das Risiko des Zirkelschlusses hoch wird. Jedenfalls kann selbst bei sehr variablem Ergebnis, nach Farben der Ablagestreifen betrachtet, die Bevorzugung bestimmter Wellenlängenbereiche die gleiche sein.

C.6. Flugreaktionen

C.6.1. Versuche ohne Rückkopplung

Die Resultate dieser Versuche sind so einheitlich, daß sie zusammengefaßt dargestellt werden können.

Die weitaus meisten Tiere reagierten während der gesamten Flugzeit auf keine der gebotenen Reizkonstellationen. Dabei wurde die gesamte Bandbreite von Helligkeit, Streifenbreite, Mustergeschwindigkeit und Musterlaufrichtung getestet, die mit den Apparaturen zu erreichen war. Die Tiere zeigten oft einen geradezusturen Geradeausflug mit völlig symmetrischer Antennen- und Körperhaltung und ebensolcher Flügelbewegung. Häufig waren aber auch Phasen zu sehen, in denen sich die Tiere offenbar heftig bemühten, Kurven zu fliegen. Das war an dem von den Antennen bis zur Abdomenspitze bogenförmig gekrümmten Körper zu erkennen sowie daran, daß die Flügel der jeweiligen Außenseite maximal schlugen und die der Innenseite fast wie in Ruhestellung angelegt waren. Es kamen selbstverständlich Übergänge zwischen diesen Extremen vor. Alle gezeigten Verhaltensweisen wiesen keinerlei Phasenbeziehung zur Reizsituation auf und lassen sich daher nicht als Reaktionen darauf interpretieren.

Allerdings reagierten einzelne Tiere unter ganz bestimmten Bedingungen sehr wohl mit Nachfolgen auf Änderungen der Musterbewegung. Eine derartige Reaktion ist in Abb. 25 wiedergegeben. In diesem speziellen Fall reagierte das Tier auf ein Unterbodenmuster, das quer zu seiner Körperlängsachse lief, wobei die Laufgeschwindigkeit von einem (negativen) Minimum über 0 bis zu einem Maximum dreieckförmig moduliert wurde. Das Tier versuchte, der Laufrichtung des Musters zu folgen. An den mit Pfeilen markierten Stellen stellte es den Flug ein. Genau dies ist das Charakteristikum der Situation, in der in einzelnen unter Hunderten von Versuchen Reaktionsweisen beobachtet wurden, wie man sie nach der "klassischen" Optomotorik erwarten sollte. In allen Fällen "landeten" die Tiere wenige Sekunden, im Höchstfall wenige Minuten, nach dem Beginn von erkennbaren Folgereaktionen. Diese Zeiten waren zu kurz, um Aussagen über die Reaktionswirksamkeit verschiedener Parameter zu erhalten.

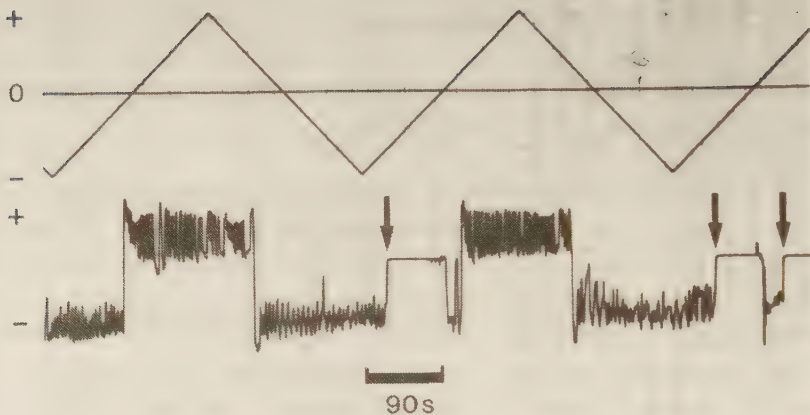


Abb. 25 Open-loop-Versuch: Reaktion auf Bodenmuster

Das Tier versucht dem Musterlauf (obere Kurve; dreieckförmig von links [-] über 0 nach rechts [+] modulierte Laufgeschwindigkeit und -richtung) zu folgen (untere Kurve). An den mit Pfeilen versehenen Stellen "Landungen" (Einstellen der Flügelbewegung)

Es scheint daher, als ob der Flug in zwei Phasen zu unterteilen sei; eine Phase, die fast die gesamte Flugdauer ausmacht, in der die Tiere unter den gegebenen Rahmenbedingungen nicht auf optische Reize reagieren und eine zweite, kurze Phase, in der die Reaktionen im Zuge der Landungsvorbereitung in das Folgeschema der klassischen Optomotorik "einklinken".

Es wurden nur wenige (ca. 30) Versuche mit Faltern durchgeführt, deren Raupen in Einzelhaltung aufgezogen worden waren und der "solitären" Phase zugehörten. Außer einer allgemein geringen Fluglust unterschieden sich diese Falter nicht von solchen aus einer Gemeinschaftszucht. In einem Fall (Frühjahr 1983) war es sogar möglich, im Freiland als Raupen eingesammelte Tiere einzusetzen; ihr Verhalten unterschied sich gleichfalls nicht von dem der "normalen" Zuchttiere.

Zu Vergleichszwecken wurden rund zwei Dutzend Versuche mit der nahe verwandten Art *S. littoralis* im virtuellen Streifen-zylinder durchgeführt. *S. littoralis* führt keine Wanderungen der

Größenordnung durch, wie sie für *S. exempta* charakteristisch sind. *S. littoralis* verhielt sich ähnlich wie *S. exempta* - mit einem wesentlichen Unterschied. Nach anfänglichen Versuchen, durch mehr oder weniger heftige, musterunabhängige Drehungen die Bewegung des Streifenmusters zu beeinflussen, stellten die Tiere den Flug ein. Es fehlte also die lange Flugphase, in der *S. exempta* auf optische Reize überhaupt nicht reagierte.

C.6.2. Versuche mit Rückkopplung

Unter closed-loop-Bedingungen waren die Reaktionen im Gegensatz dazu sehr gleichmäßig und konsistent. Damit ergeben sich einige - zum Teil überraschende - gut abgesicherte Aussagen.

C.6.2.1. Ausrichtung zum Wind

Die meisten Tiere benötigten nur eine kurze Eingewöhnungszeit von wenigen Minuten, um im Flugsimulator vernünftig zu fliegen, d.h. eine visuell normal erscheinende Flughaltung einzunehmen und etwa mit Drehbewegungen auf optische Reize zu reagieren. Simulierte man diesen Tieren optisch einen "Wind" (s. B.8.3.), war allen eine Reaktionsweise gemeinsam: sie drehten sich so, daß sie gegen den Wind standen, ihre Köpfe also windaufwärts zeigten (Abb. 26). Es wurden etwa 170 10-Minuten-Durchläufe mit rund 30 Tieren durchgeführt. Nur ein einziges Tier drehte sich nach einiger Zeit nahezu in Mitwindrichtung (s. C.6.2.3.).

C.6.2.2. Verdriftung

Die Tiere unternahmen keinerlei Anstrengungen, eine positive Geschwindigkeit über Grund zu erreichen, also im strengen Sinn windaufwärts zu fliegen. Stattdessen ließen sie sich (optisch) rückwärts - Abdomen voran - verdriften. Dies ist kein Artefakt der Versuchsanordnung: Erstens bewirkte eine Änderung des Ankopplungsfaktors, also der optischen Wirkung des Schubsignals, keine Verhaltensänderung. Zweitens produzierten einige Tiere, etwa während der Drehbewegungen, bedeutend mehr Schub als während der

quasistationären Zwischenphasen (Abb. 26 b). Dies läßt nur den Schluß zu, daß die Falter sich in der Tat rückwärts verdriften lassen "wollten". Dennoch hielten sie ihre Lage relativ zum Wind durchaus unter Kontrolle.

C.6.2.3. Abweichungswinkel α

Der Schubvektor der meisten Tiere wies zwar windaufwärts, aber nicht exakt in Gegenwindrichtung. Meist war eine geringe Abweichung von wenigen (bis etwa 20) Grad festzustellen. Eine solche Abweichung kann theoretisch durchaus ein Artefakt sein. Das Tier könnte nicht genau symmetrisch in seiner Aufhängung befestigt sein. Selbst wenn das Tier von außen betrachtet optimal befestigt ist, könnte es "subjektiv" den Eindruck haben, es müsse seine Haltung mit einer unsymmetrischen Luftkraftherzeugung ausgleichen. Die Richtung des Schubvektors kann in diesen Fällen einen Wert X (statt 0) annehmen, auch wenn das Tier genau gegen den Wind ausgerichtet ist. In beiden Fällen sollte die Abweichung von der exakten Gegenwindrichtung (definiert als 0°) zeitlich konstant sein oder sogar abnehmen, wenn das "Ziel" tatsächlich eine 0° -Ausrichtung ist. Was dagegen in zahlreichen Fällen beobachtet werden konnte, ist eine Zunahme des Abweichungswinkel α mit zunehmender Flugdauer. Dieser Winkel α konnte nach einiger Zeit sogar bis auf Werte um 90° anwachsen (Abb. 26 c). Damit stand aber der Schubvektor senkrecht auf dem Windvektor. - Größere Abweichungen als 90° wurden dagegen nur in einem Fall beobachtet.

Abb. 26 Closed-loop-Versuche I: Periodische "Wind"-Umkehr [s. nächste Seite]

"Wind" optisch simuliert (s. Text)

obere Kurve: Schub (rel. Einheiten),

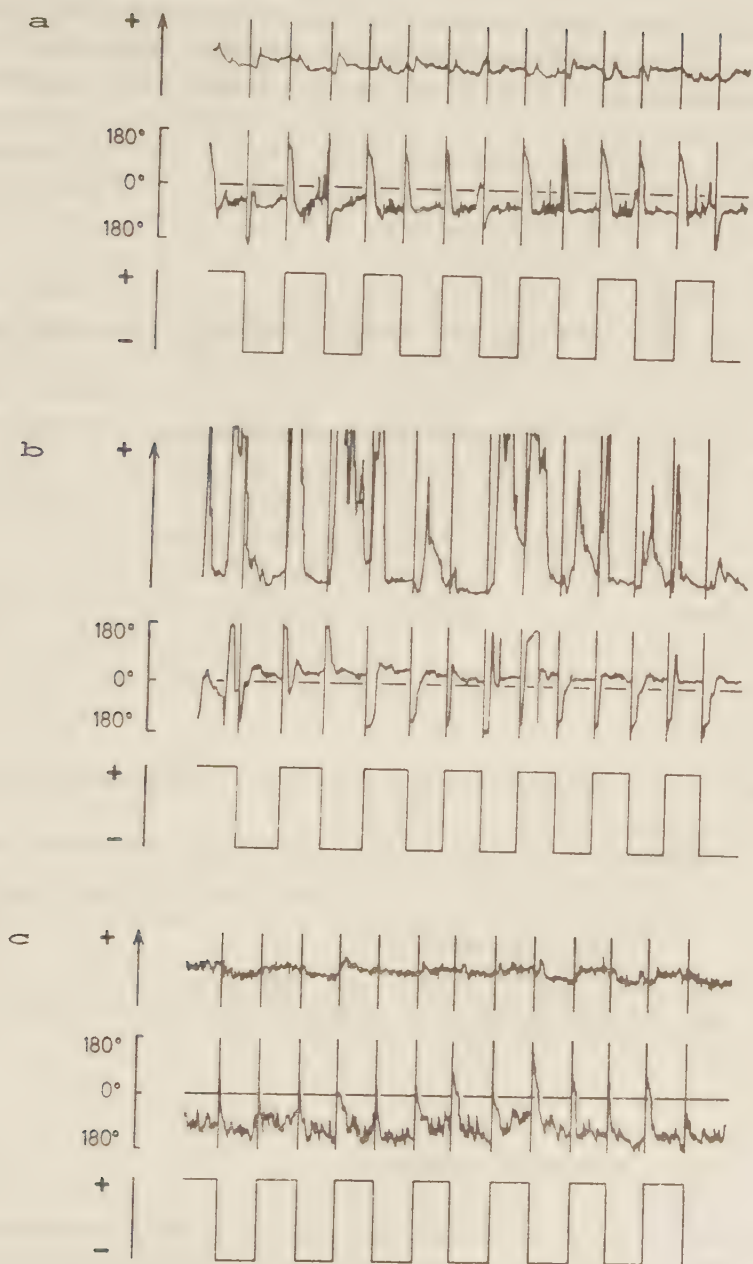
mittlere Kurve: Winkel α zwischen Schubrichtung (= Längsachse des Tieres) und Gegenwindrichtung (vergl. Abb. 31 a),

untere Kurve: Windrichtung (periodische Umkehr alle $30''$: senkrechte Striche in den oberen Kurven)

a) α wird mit geringer Schubvariation konstant gehalten;

b) α wird mit starken Schubvariationen konstant gehalten;

c) α weicht stark von 0° ab



C.6.2.4. Links-Rechts-Konstanz

Hielt das Tier einen Winkel α zum Wind ein, drehte es sich bei Umschaltung des Windes stets um ebenfalls 180° (Abb. 26 c). Damit spielt nicht nur die Größe des Winkels α eine Rolle, sondern auch sein Vorzeichen.

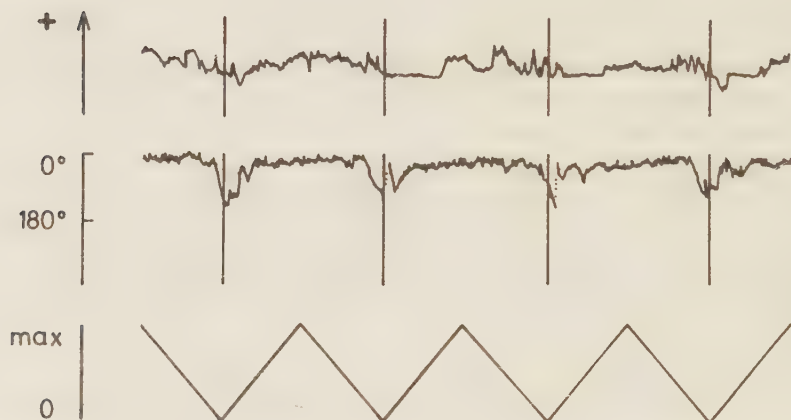


Abb. 27 Closed-loop-Versuche II: Variation der "Wind"-Geschwindigkeit

Obere Kurve: Schub (rel. Einheiten),
mittlere Kurve: Winkel α zwischen Schubrichtung (= Längsachse des Tieres) und Gegenwindrichtung (vergl. Abb. 31 a),
untere Kurve: Variation der Windgeschwindigkeit zwischen 0 (senkrechte Striche in den oberen Kurven) und einem Maximum (rel. Einheiten; keine Richtungsumkehr!)

Nur bei sehr kleinen "Wind"geschwindigkeiten weicht α deutlich von 0° ab. N.B.: Bei sehr geringen Schüben ist α nicht mehr definiert (Unstetigkeitsstellen in der mittleren Kurve)

C.6.2.5. Windgeschwindigkeit

Über weite Bereiche scheint die simulierte Windgeschwindigkeit ohne Einfluß auf die Reaktionsstärke zu sein, die hier an der Schubstärke, dem Winkel α und der Geschwindigkeit gemessen wird,

mit der die Versuchstiere die Änderung der Windlaufrichtung beantworten. Dies zeigt sich bereits beim Vergleich aufeinanderfolgender Teilversuche am selben Tier, die sich nur in der simulierten Windgeschwindigkeit unterscheiden. Da aber die drei genannten Parameter ihrerseits zeitabhängig sind oder jedenfalls sein können, ist hier ein Versuchsansatz sinnvoller, bei dem die Windgeschwindigkeit kontinuierlich variiert wird. In Abb. 27 ist ein solcher Versuch dargestellt. Hier wurde die Windgeschwindigkeit kontinuierlich von 0 bis zu einem Maximum erhöht und danach wieder bis auf 0 reduziert, aber nicht in ihrer Richtung geändert. Ihre Modulation ist dabei dreieckförmig. Betrachtet man den Winkel α , um den die Schubrichtung von der Gegenwindrichtung abweicht, ergibt sich ein bestimmter Zusammenhang: α ist bei Mustergeschwindigkeiten um 0 relativ groß, erreicht bei relativ geringen Geschwindigkeiten jedoch bereits ein Minimum und bleibt bei weiterer Zunahme der Musterlaufgeschwindigkeit dann konstant klein. Sofern die Einstellung von α willkürlich ist und nicht über einen bestimmten Genauigkeitsgrad hinausgehen kann, ist die für die maximale Einstellgenauigkeit von α notwendige Mustergeschwindigkeit jedenfalls sehr klein.

D. Diskussion der Ergebnisse

D.1. Morphologie

Die Größenangaben von MEINECKE (1981) über das Auge von *S. exempta* werden weitgehend bestätigt. Die Augen sind allerdings nicht genau halbkugelförmig, sondern stehen eher zwischen einer Halb- und einer Viertelkugel. Die Schätzung der Gesamtzahl der Ommatidien liegt mit 10 000 über dem Wert von MEINECKE, aber noch im Rahmen des Schätzfehlers. Vermutlich wirken sich auch Größenunterschiede der Tiere auf die Ommatidienzahl aus. Die Längenangaben für den Kristallfaden und die Gesamtlänge des Ommatidiums liegen etwa 30% höher als MEINECKEs Zahlenwerte; dies ist auf die unterschiedliche Präparationsmethode zurückzuführen. MEINECKE entfernte im Interesse einer guten Erhaltung der Ultrastruktur möglichst viel störendes Gewebe vom Augenhintergrund. Das Ergebnis mußten daher sichelförmig deformierte (und damit scheinbar kürzere) Ommatidien sein (s. B.3).

Der durchschnittliche Winkelabstand zwischen zwei Ommatidien ist mit $1,1^\circ$ gering. Er liegt aber durchaus im für Lepidopteren typischen Bereich (vergl. HORRIDGE et al. 1977). Bei nachtaktiven Scarabaeiden (Coleoptera) ist der Winkel in der Regel größer, etwa $2,5$ bis 3° (McINTYRE & CAVENEY 1985). Wenn er auch keinesfalls mit dem räumlichen Auflösungsvermögen gleichgesetzt werden darf, gibt er doch zumindest einen Hinweis auf das optische Leistungsvermögen des Auges (BURKHARDT 1977).

Messungen der Brechungsindices des Kristallkegels von *Ephestia* ergaben, daß durch einen dioptrischen Apparat etwa 42° der Umgebung im Gesamtauge abgebildet werden können (KUNZE 1979). Durch wurde mit optomotorischen Reaktionen auf Streifenmuster bestätigt, die nur durch eine Facette in das Auge "eingespielt" wurden.

Im dunkeladaptierten Superpositionsauge ist der Öffnungswinkel des Ommatidiums nicht mehr durch die Größe der Cornealinse, sondern durch den Winkelabstand der äußersten Kristallkegel gegeben, die noch auf eine gegebene Rhabdomspitze abbilden. Wenn die Verhältnisse ähnlich wie bei *Ephestia* sind, bilden

die äußersten Kristallkegel in einem Winkel von 20° (relativ zu ihrer eigenen optischen Achse) auf das "zentrale" Rhabdom ab (s. voriger Absatz). Die optischen Achsen dieser äußersten Kristallkegel haben dann (bei *S. exempta*) einen zusätzlichen Winkelabstand von rund 25° zur Achse des zentralen Rhabdoms. Daraus ergibt sich, von der Spitze des zentralen Rhabdoms aus gemessen, ein Winkel von 45° zu jeder Seite und somit ein Gesamt-Öffnungswinkel von 90° . Das ist der Winkel, der bei der Überschlagsberechnung des Helligkeitsgewinns beim Übergang von der Hell- zur Dunkelstellung der Schirmpigmentgranula verwendet wurde (s. C.1.).

Insgesamt erscheint das Auge von *S. exempta* damit sehr gut geeignet, auch bei ungünstigen Lichtverhältnissen mit relativ hoher Auflösung Informationen über die Umgebung aufzunehmen.

D.2. Zeitliches Auflösungsvermögen

Allgemein steigt die Verschmelzungsfrequenz mit der Zunahme der Helligkeit an; die Resultate sind damit gut vereinbar. Mit einer maximalen Größe der zeitlichen Auflösung von um bzw. etwas über 100 Hertz erweist sich *Spodoptera* als Angehöriger der Gruppe von Insekten, die im Englischen als "fast-eyed" bezeichnet werden. Zu dieser Gruppe gehören auch z.B. Bienen und Fliegen, deren Auflösungsvermögen (allerdings im Tageslicht) teilweise noch deutlich höher liegt. Heuschrecken dagegen gehören zu der Gruppe mit geringer zeitlicher Auflösung (Obergrenze um 30 Hertz) (LAUGHLIN 1981; vergl. E.8.).

Offenbar werden bei hohen Lichtströmen die Rezeptoren von *S. littoralis* bereits in ihrer Funktion beeinträchtigt, so daß das ERG wieder teilweise zusammenbricht. Bei *S. exempta* verhindern die Schirmpigmente offensichtlich, daß derart hohe Lichtintensitäten an den Rezeptoren auftreten können; die Lichtströme bleiben unterkritisch. Vermutlich ist diese Lichtdämpfung auch die Ursache dafür, daß das Maximum der Verschmelzungsfrequenz bei *S. exempta* unter dem Wert von *S. littoralis* bleibt.

D.3. Aktivitätsbeginn

Im (äquatornahen!) Freiland wird *S. exempta* etwa zwischen 18⁴⁵ und 19³⁰ Ortszeit aktiv (ROSE, DEWHURST, PAGE, pers. Mitt.; eigene Beob.). Die Umgebungshelligkeit beträgt dabei rund 2 lux (RILEY et al. 1983).

Für ein Tropicentier hat die Tageslänge längst nicht die Bedeutung, die sie für ein Tier der gemäßigten Breiten hat. So gibt sie in den Tropen z.B. keinen Hinweis auf den Stand der Jahreszeiten. Vor allem verändert sie sich nicht wesentlich im Laufe des Jahres, so daß der für eigene Aktivität nutzbare Anteil des Tages nahezu konstant bleibt. Während etwa für Noctuiden in Schweden eine deutliche Abhängigkeit des Aktivitätsbeginns von der Umgebungshelligkeit gefunden wurde (PERSSON 1976), ist eine derartige Beziehung für *S. exempta* daher nicht von vornherein zu erwarten.

Tatsächlich wurde jedoch eine schwache, aber eindeutige Abhängigkeit gefunden. Dies spricht für einen schalterartigen Mechanismus, der die Aktivphase "anschaltet". Ein solcher Schalter könnte eine bestimmte Meldung eines Sinnesorgans sein. Ein Signal des Auges ("Schirmpigment-Dunkelstellung erreicht") könnte als Beispiel dafür dienen (vergl. DREISIG 1980).

Die vorliegenden Daten reichen allerdings nicht aus, um mehr als einen Hinweis in diese Richtung zu geben. Da es nicht möglich war, die Umgebungshelligkeit sozusagen "einzufrieren", könnte das Schirmpigment im Fixiergemisch noch ein Stück auf die Dunkelstellung hin gewandert sein, bevor es festgelegt wurde. Es befindet sich möglicherweise also nicht in genau der Position, die es bei Aktivitätsbeginn hatte.

D.4. Attraktivität von Farblichtern

D.4.1. Analyse der Versuchssituation

Da die jeweilige Motivationslage der Versuchstiere für das Resultat von entscheidender Bedeutung ist, sollen zumindest ansatzweise die Merkmale herausgearbeitet werden, die für die Reaktion der Tiere ausschlaggebend sind.

Da die Falter von *S. exempta* den Tag möglichst in dunklen Verstecken verbringen, müssen sie zu Beginn ihrer Aktivitätsphase zuerst einmal ins Freie gelangen. Sehr wahrscheinlich interpretieren sie in diesem Zusammenhang die Lichteinfallrichtung als diejenige Richtung, in der es ins Freie geht. Dabei sollte die Farbqualität des Lichtes anfangs ziemlich unwichtig sein: ob der Ausgang aus dem Tagesversteck auf ein grünes Blatt, einen braunen Baumstamm oder ein Stück freien Himmels zeigt, spielt erst in zweiter Linie eine Rolle. Der Winkeldurchmesser des Ausgangs ändert sich mit der Annäherung; er wächst umso rascher, je näher das Tier dem Ausgang kommt.

Im freien Raum angekommen, wird diese positive Phototaxis rasch von anderen Orientierungsmechanismen abgelöst. Weitgehend ungeklärt ist, welche Merkmalskombination diesen Umschwung bewirkt. Vielleicht spielt hier das Kontrastverhältnis von den hellen zu den dunklen Umgebungspartien und deren relative Größe eine Rolle. Dabei wäre der "freie Raum" etwa so definiert, daß rund 180° der Umwelt hell sind (Himmel) und die andere Hälfte deutlich dunkler ist (Boden).

Im Versuch stießen die Falter nach vergleichsweise sehr kurzen Flugstrecken gegen die Kuppelwand. Durchsichtige, "unsichtbare" Hindernisse sind Dinge, auf die Insekten offenbar nicht eingestellt sind. Dies zeigen Alltagsbeobachtungen an Fliegen, Bienen, Tagfaltern oder Käfern, die in ein Zimmer geraten sind, wieder hinaus wollen und hinter dem Fenster gefangen bleiben. Auffallenderweise fliegen die Tiere stets nur gegen die helle Fensterfläche, obwohl das Zimmer hell genug wäre, um eine geordnete Suche nach anderen Ausgängen zu ermöglichen. Es hat den Anschein, als ob die Tiere in ihrer Handlungskette an dem Punkt arretiert

blieben, an dem die Kette unterbrochen wurde ¹⁾.

Damit läge bei allen Tieren in der Kuppel tatsächlich eine sehr gleichartige Motivation vor. Zumindest einige Tiere wähen sich aber nach einiger Zeit offenbar auch in der Kuppel bereits im "freien Raum" und reagieren damit nicht mehr so deutlich auf die Reizlichter. Immerhin ist der Effekt jedoch jedesmal dann wieder sichtbar, wenn ein Tier aus einer Ruhe- in eine Aktivitätsphase wechselt. Daher bleibt die Attraktivität der Reizlichter während des größten Teils der Nacht nahezu konstant.

Die Attraktivitäten der Reizlichter erreichen in den Bereichen Plateaus, in denen eines der beiden Farblichter überwiegt. Die Höhe der Plateaus scheint davon abzuhängen, ob das augenblicklich attraktivere Licht das absolut (auf gleiche Quantenzahlen bezogen) attraktivere ist oder nicht (s. C.4.7.1.). Hier liegt eine Unsymmetrie vor, die weiterer Untersuchung bedürfte.

Ist eines der beiden Lichter sehr stark abgeschwächt, kann auch die Attraktivität des anderen wieder abnehmen (s. C.4.7.1.). Eine spekulative Deutung dafür wäre etwa die folgende: Stark abgeschwächt wurde immer das attraktivere Licht, daher ist das übrigbleibende Licht automatisch als wenig attraktiv definiert. Sofern unattraktive Lichter deshalb unattraktiv sind, weil sie keinen Ausweg ins Freie versprechen, entsprächen Lichter in diesen Farben daher eher Öffnungen im dichten Blattwerk oder Lichtkringeln am Boden, wo es "sowieso" nicht weitergeht. Sind also nur derartige Lichter vorhanden, kann der Falter ebenso gut die Bemühungen aufgeben, ins Freie zu gelangen und statt dessen mit dem Restlicht auszukommen versuchen. Ist dagegen ein attraktives, "vielversprechendes" Farblicht vorhanden, wird der Falter versuchen, dort hinauszugelangen, und nach der Kollision mit der Kuppel vergleichsweise häufig den "Nebenausgang" zu benutzen trachten. Die Tiere rasten also, wie oben beschrieben, in ihrer Handlungskette ein.

¹⁾ Dabei gibt es natürlich durchaus Unterschiede in den Verhaltensweisen. Wespen, vor allem aber Calliphoriden sind durchaus in der Lage - nach einigen vergeblichen Versuchen, die Glasscheibe zu durchfliegen - ziemlich sicher auf dem Weg wieder hinauszufiegen, auf dem sie hineingelangt sind.

D.4.2. Farbensehen

"Farbensehen" ist inzwischen bei einer Reihe von tagaktiven Insekten zweifelsfrei nachgewiesen oder zumindest sehr wahrscheinlich (Homoptera: KENNEDY et al. 1961, VAISHAMPAYAN et al. 1975; Diptera: PROKOPY et al. 1975, KIRSCHFELD & VOGT 1985). Besonders zahlreiche Untersuchungen liegen für Hymenopteren vor, insbesondere für die Honigbiene, die langlebig ist und sich dressieren läßt (DAUMER 1956, MENZEL & LIEKE 1983, SRINIVASAN & LEHRER 1984, LEHRER et al. 1985, MENZEL & GREGGERS 1985, CHENG et al. 1986, BACKHAUS et al. 1987, COUVILLON & BITTERMAN 1987). Dabei wird unter Farbensehen hier allgemein die Fähigkeit verstanden, zwei (oder mehr) Lichter nur anhand ihrer Wellenlänge zu unterscheiden. Vom Standpunkt des Experimentators ist dabei das Hauptproblem, zwischen dem subjektiven Farb- und dem subjektiven Helligkeitsempfinden des Versuchstieres zu unterscheiden. Das macht die Interpretation älterer Arbeiten schwierig, etwa über den nachtaktiven Linienschwärmer *Hyles lineata livornica* (KNOLL 1925). Darüber hinaus ist es von großer Bedeutung, die Motivationslage der Tiere zu kennen und konstant zu halten. Beim Kaisermantel (*Argynnis paphia*) beispielsweise scheint es ganz von der Motivation abzuhängen, ob er sich wie farbtüchtig oder wie farbenblind verhält (MAGNUS 1950, 1958).

Beim Vergleich der Literaturwerte untereinander und mit den Ergebnissen dieser Arbeit sind daher solche Unterschiede zu berücksichtigen. In den meisten Versuchsansätzen unterscheidet sich die Motivationslage der Versuchstiere mehr oder weniger grundsätzlich von der, in der sich *S. exempta* in den hier vorgestellten Experimenten befindet. Ähnlich sind die Situationen nur in Versuchen mit der Ameise *Cataglyphis* (KRETZ 1979) und mit *Drosophila* (HERNANDEZ DE SALOMON & SPATZ 1983). Sehr gut vergleichbar sind jedoch die Versuche von KOLB & SCHERER (1982) mit dem Großen Kohlweißling (*Pieris brassicae*) sowie mit dem Kleinen Fuchs *Aglais urticae* und dem Waldbrettspiel *Pararge aegeria* (SCHERER & KOLB 1987).

Bei Wahlversuchen mit der Ameise *Cataglyphis* erhielt KRETZ (l.c.) aus phototaktischen Auswahlreaktionen eine spektrale Empfindlichkeitskurve, die mit der Kurve der subjektiven Gleichwertigkeit von *S. exempta* vergleichbar ist. Auch hier ist der UV-Bereich am reizwirksamsten und der Orangebereich am relativ wenigsten attraktiv. Dabei ist jedoch das wirksamste Ultraviolett (324 nm) nur etwa um einen Faktor 10 wirksamer als ein Blau von 434 nm und dieses wiederum nur etwa um einen Faktor 3 wirksamer als ein Grün von 534 nm. Da die Daten in einer ähnlichen Weise gewonnen wurden wie in dieser Arbeit, nämlich durch Variation der Helligkeit eines Testlichts im Vergleich mit einem (wenig attraktiven) Referenzlicht, scheint der enorme Unterschied in den Größenordnungen der Attraktivität real zu sein.

Die Versuche mit *Drosophila* unterscheiden sich im Ansatz bereits stärker von denen mit *S. exempta*. Die dort ermittelte Empfindlichkeitskurve zeigt eine nahezu gleiche Wertigkeit des gesamten Spektralbereichs von etwa 400 bis etwa 530 nm und einen Abfall zu längeren Wellenlängen. Sie unterscheidet sich damit in noch deutlicherer Weise von der entsprechenden Kurve von *S. exempta* (HERNANDEZ DE SALOMON & SPATZ l.c.).

Bei *Aglais* und *Pararge* ergaben sich für verschiedene Motivationslagen unterschiedliche Wirksamkeitskurven. Die "Freier-Raum-Reaktion" entspricht sowohl vom Versuchsansatz als auch von der Interpretation durchaus der untersuchten Reaktion von *S. exempta*, da auch hier freie Anflüge an monochromatische Farblichter (sowie an "Weißlicht") untersucht wurden. Es findet sich ein Maximum bei etwa 380 nm, das nach der Wahlhäufigkeit etwa 10 mal so attraktiv wie das übrige Spektrum ist. Außerdem zeigt sich bei etwa 550 nm die Andeutung eines Nebenmaximums. Die Wirksamkeitskurve für die Motivationslage "Nahrungsaufnahme" sieht dagegen völlig anders aus (SCHERER & KOLB l.c., s.a. D.5.2.).

Landende *Calliphora* zeigen demgegenüber Reaktionen, die auf Farbenblindheit in diesem Funktionskreis schließen lassen. Der Verlauf der spektralen Empfindlichkeitskurve ist sehr verschieden von dem der anderen hier vorgestellten Kurven (TINBERGEN & ABELN 1983).

Wellenlängen-Unterscheidungskurven, wie sie etwa für *Cataglyphis* und *Drosophila* bereits vorliegen (KRETZ l.c.; HERNANDEZ DE SALOMON & SPATZ l.c.), müssen für *S. exempta* erst noch erstellt werden. Da aber nunmehr die subjektiv gleichwertigen Helligkeiten für zahlreiche Wellenlängen-Kombinationen bekannt sind, ist dieser Weg offen. Für Nachtfalter besteht jedenfalls auch bei sehr schwachem Umgebungslicht zumindest theoretisch die Möglichkeit, Farben unterscheiden zu können (SCHLECHT 1979).

D.4.3. Vergleich mit dem Elektretinogramm (ERG)

Die spektralen Empfindlichkeitskurven, die aus dem Verhaltensversuch und elektrophysiologisch durch Messungen des ERGs ermittelt wurden (LANGER et al. 1979), unterscheiden sich erheblich (Abb. 28). Die vom Auge gemessene Helligkeit ist daher durchaus nicht einfach mit der subjektiven Gleichwertigkeit gleichzusetzen. Es muß ein (zentral-)nervöser Filter vorhanden sein, der sehr wohl in der Lage ist, Wellenlängenbereiche zu unterscheiden und unterschiedlich zu bewerten.

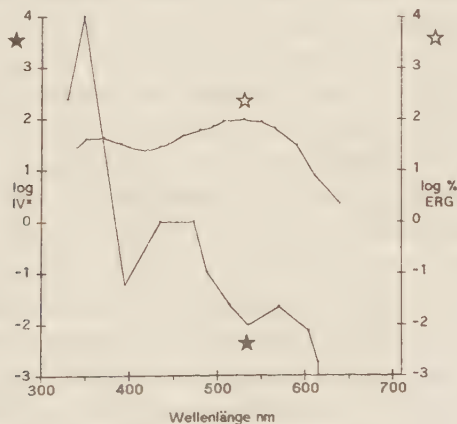


Abb. 28 Vergleich: subjektive Gleichwertigkeit und Elektretinogramm

Die subjektive Gleichwertigkeitskurve (*, Ordinate links; vergl. Abb. 15) unterscheidet sich deutlich von der elektrophysiologisch gewonnenen Empfindlichkeitskurve (☆, Ordinate rechts; Daten aus LANGER et al. 1979)

Auf welcher Verschaltungsebene dieser Filter anzusiedeln ist, bleibt offen. Auf jeden Fall liegt er zumindest eine Ebene höher als die Ebene, die mit dem ERG erfaßt wird, also zentraler als Retina und Lamina. Ob die zentralnervös vorliegende, als Entscheidungsbasis für Verhaltensweisen dienende, optische Information die Qualität "Farbe" überhaupt noch enthält, ist offen. Diese Frage läßt sich außer durch Wellenlängen-Unterscheidungs-Kurven (s. D.4.2.) auch durch Vergleich der spektralen Empfindlichkeitskurven verschiedener Verhaltens-Funktionskreise beantworten (s. D.5., D.6.).

D.4.4. Attraktivität von Lichtfallen; Einfluß des Mondes

Weltweit werden in zahlreichen landwirtschaftlichen Forschungsstationen heute routinemäßig Lichtfallen eingesetzt, in denen mit einer Lampe, deren Strahlung zumeist einen hohen Ultraviolettanteil enthält, Insekten angelockt und getötet werden. Die Wirksamkeit dieser Fallen ist, über das Jahr betrachtet, uneinheitlich. Es ist trivial, daß im lokalen Winter oder in der Trockenzeit weniger und andere Tiere gefangen werden als im Sommer bzw. in der Regenzeit. Aber auch abgesehen davon zeigt die Fängigkeit von Lichtfallen Schwankungen.

Von Bedeutung sind hierbei alle Faktoren, die die Aktivität von nachtaktiven Insekten beeinflussen. Das sind in erster Linie die Temperatur und die relative Feuchtigkeit, aber auch die Windstärke und die Gegenwart bzw. Abwesenheit von Wolken und Niederschlägen (PERSSON 1974).

Daß die Mondphase ebenfalls eine nicht unerhebliche Rolle spielt, ist eine gleichfalls lange bekannte Tatsache (DOUTHWAITE 1978). So wurde der "effektive (Fang-)Radius" einer Lichtfalle in Abhängigkeit von der Mondphase berechnet (BOWDEN & MORRIS 1975).

Die Art des Mondeinflusses ist jedoch unklar. Wie bereits ausgeführt (s. A.2.4.), gibt es noch kein durchgängig brauchbares Modell, das die Anlockung von Insekten an Lichtquellen qualitativ oder gar quantitativ hinreichend beschreibt. Nach der Argumentation in Abschnitt D.4.1. könnte unter Umständen ein Licht auch

einfach als "Weg ins Freie" mißdeutet werden und damit eine Reaktion auslösen, die die Handlungskette des Tieres an einem beliebigen Punkt unterbräche. Aber auch damit wäre wohl nur ein Teil der Verhaltensweisen zu erklären, die Insekten auf dem Weg zum Licht ausführen.

D.5. Eiablage

D.5.1. Ablageort

Der Effekt, daß die meisten Eier auf dem oberen Drittel des Ablagezylinders abgelegt wurden, wurde als Hälterungsartefakt bezeichnet (s. C.5.3.). Das Phänomen läßt sich bei zahlreichen Nachtfaltern beobachten (eigene Befunde). Geraten die Tiere an eine Wand, laufen bzw. fliegen sie daran aufwärts, bis sie über das Hindernis hinweg sind. Ähnliche Situationen kommen auch im Freiland häufig vor. In einem Käfig enden derartige Versuche, das Hindernis zu überwinden, jedoch regelmäßig an der Käfigdecke. Die Tiere verbringen daher den größten Teil ihrer Aktivitätsphase damit, an der Decke herumzufliegen. Alle übrigen Verhaltensweisen, also etwa Nahrungsaufnahme oder Eiablage, werden beinahe "beiläufig" erledigt, ohne daß die Tiere dazu tiefere Regionen des Käfigs aufsuchten. Der Effekt ist auch in sehr großen Käfigen (von Zimmergröße) ungebrochen feststellbar.

Es ist daher durchaus abwegig, wenn GATEHOUSE (pers. Mitt.) darin eine Anpassung von *S. exempta* sieht, die eine Ausbreitung der Eilarven begünstigen soll. Zwar legt *S. exempta* im Freiland auch auf Nicht-Gras-Substraten ab, es gibt aber keine Hinweise darauf, daß ein nennenswerter Prozentsatz der Eier auf hochgelegene Unterlagen, etwa Baumäste, gelegt würde (s. E.1.).

D.5.2. Vergleich mit dem Elektroretinogramm (ERG)

Es werden die Daten verwendet, die oben bereits vorgestellt wurden (s. D.4.3.; LANGER et al. 1979).

Die Kurve der spektralen Empfindlichkeit und die Differenz-

spektren sind überraschend ähnlich (Abb. 29 a). Insbesondere stimmen die Maxima im Rahmen der Genauigkeit überein. Die Übereinstimmung der auf so unterschiedlichem Wege gewonnenen Daten ist umso unerwarteter, als bei einem anderen Verhaltensversuch völlig abweichende Ergebnisse zutage traten (s. D.4., D.6.).

Es hat damit den Anschein, als ob die Tiere sich auch bei der Eiablage wie farbenblind verhielten. Statt eine bestimmte Farbkombination zu bevorzugen, scheinen sie eine subjektive Helligkeit als Maß zu verwenden, die ihrerseits (in diesem Fall fast unverändert) durch die Lichtempfindlichkeit der Augen vorgegeben wird.

D.5.3. Remissionswerte von Gräsern

Messungen der spektralen Remission bevorzugter Futterpflanzen von *S. exempta*, wie etwa vom Sterngras *Cynodon dactylon*, liegen nicht vor. Dieser Mangel wiegt allerdings nicht schwer, da *S. exempta* verschiedenste Gramineen als Raupenfutter akzeptiert, darunter auch die gängigen Getreidearten. Daher ist z.B. Weizen ein durchaus brauchbarer Ersatz.

Die spektralen Remissionswerte eines Weizenkeimlings sind in Abb. 7 b wiedergegeben. Insgesamt ist die Remission gering. Lediglich zwischen 520 und etwa 620 nm erreicht sie Werte um oder etwas höher als 10%. Im Bereich jenseits von 700 nm nimmt die Remission allerdings stark zu; dieser Anstieg braucht hier jedoch nicht weiter berücksichtigt zu werden, da er außerhalb des für *S. exempta* verwertbaren Spektrums liegt.

Das Remissionsspektrum eines trockenen Weizenblattes sieht erwartungsgemäß anders aus (Abb. 7 b). Von etwa 420 nm an steigt der Remissionsgrad ziemlich stetig bis auf rund 40%, die bei 600 nm erreicht werden. Daran schließt sich eine Art Sättigungszone an.

Für ein Tier, das sich wie farbenblind verhält, spielt der absolute Wert der Remission bei einer gegebenen Wellenlänge nicht unbedingt die ausschlaggebende Rolle. Wenn es, wie hier, darum

geht, möglichst viele Eier auf frisches, wachsendes Gras und möglichst wenige auf Stroh zu legen, ist das Verhältnis der Remissionswerte von Keimling und Stroh mindestens ebenso interessant. Um beide Faktoren gleichzeitig zu berücksichtigen, wurde das Zahlenverhältnis Remission Weizenkeim/ Remission Stroh für jeden Meßpunkt gebildet und mit dem Remissionswert des Keimlings am jeweiligen Punkt multipliziert. Diese Größe wird in Abb. 29 b mit den Differenzspektren verglichen. Im für *S. exempta* verwertbaren Bereich hat sie zwei Maxima; eines bei 400 und eines bei 540 nm. Diese Maxima fallen mit dem Haupt- bzw. Nebenmaximum der Differenzspektren (mit einer Abweichung von 20 nm) nahezu zusammen.

Dieses Ergebnis wirft umgekehrt ein Schlaglicht auf die elektrophysiologische Empfindlichkeitskurve. Sie scheint geradezu darauf hin "konstruiert" zu sein, dem Tier in dem für die Eiablage kritischen Bereich eine größtmögliche Empfindlichkeit zu garantieren.

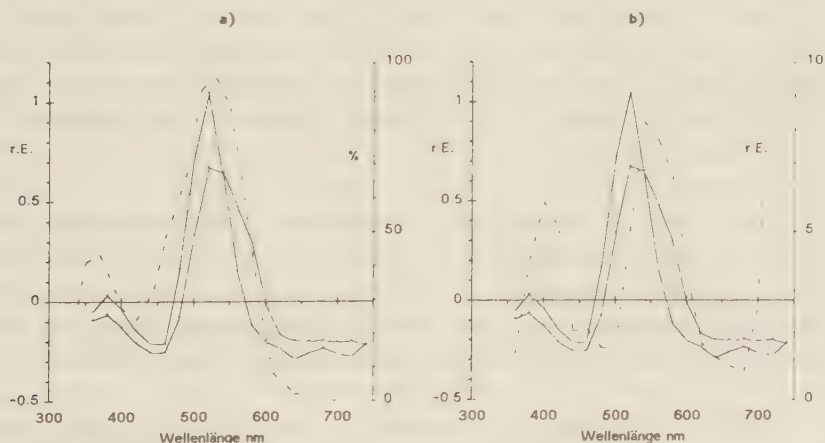


Abb. 29 Vergleich: Differenzspektren, Elektroretinogramm, Weizen-Remissionseigenschaften

Differenzspektren (Ordinate links) wie in Abb. 23 b

- a) Vergleich mit der elektrophysiologischen Empfindlichkeitskurve (gestrichelt, Ordinate rechts; Daten aus LANGER et al. 1979);
- b) Vergleich mit einem biologisch relevanten Kombinationswert für Weizen (Remissionsverhältnis Weizenkeim/Weizenstroh, multipliziert mit dem Remissionswert des Keimlings; gestrichelt, Ordinate rechts)

D.6. Wellenlängenabhängiges Verhalten

S. exempta verhält sich zwar in verschiedenen Situationen wie farbenblind, die Reizwirksamkeit eines Wellenlängenbandes kann sich aber beim Übergang von einer Verhaltensweise zur anderen drastisch ändern (vergl. Abb. 28 und 29, s. D.4. und D.5.). Dies setzt die Existenz von Zwischengliedern in der Informationsübertragungskette voraus, die die von den Rezeptoren aufgenommene Information filtern. Unter "Filtern" wird hier lediglich verstanden, daß bei der Übertragung bestimmte Bestandteile der Gesamtinformation gewichtet und damit deren Einflüsse auf nachgeordnete Instanzen verschoben werden. Dieses "Wichten" kann dabei sowohl eine Verstärkung als auch eine Unterdrückung der jeweiligen Information bedeuten.

Diese Filter selektieren aus der Gesamt-(Farb-)Information die Bereiche heraus, die für die jeweilige Verhaltensweise von besonderer Bedeutung sind. Sie sind offenbar so konstruiert, daß sie das Erreichen des jeweiligen Zieles bereits ermöglichen, wenn "das (aktive) Tier" nur noch auf eine "subjektive Helligkeit" achtet, aber keine Farberkennung mehr leistet. Es handelt sich um Filter, die der jeweiligen Situation angepaßt sind (matched filters, WEHNER 1987).

Die Informationsqualität "Helligkeit" (im Gegensatz zu "Farbe") wird durch synergistische Verschaltung verschiedener Rezeptoren gewonnen (NUBOER 1986). Daher weist eine synergistische Empfindlichkeitskurve an den Stellen Maxima auf, an denen die beteiligten Rezeptortypen ihre Empfindlichkeitsmaxima haben.

Sofern *S. exempta* sich "subjektiv" nur nach Helligkeiten orientiert, sollten sich daher in den spektralen Empfindlichkeitskurven die Maxima der verschiedenen Rezeptortypen wiederfinden, wenn auch in vielleicht abgeschwächter oder verstärkter Form. Die relative Höhe der Maxima zueinander sollte durch die Eigenschaften der Filter bedingt sein.

In der Empfindlichkeitskurve aus Abb. 28 finden sich drei Maxima bei 350, 470 und 570 nm; in den Kurven der Abb. 29 zwei Maxima bei 500-540 nm und bei 370 nm. Die vier Rezeptortypen, die für *S. exempta* beschrieben worden sind, haben Empfindlichkeitsmaxima bei 355, 465, 515 und 560 nm (LANGER et al. 1979). Es liegt nahe, die Attraktivitätskurve aus Abb. 28 formal durch synergistische Verschaltung der Rezeptoren mit den Maxima bei 355, 465 und 560 nm zu beschreiben, wobei der Rezeptor mit dem Maximum bei 355 nm besonders stark hervorgehoben wäre. Für die Kurven aus Abb. 29 ist eine Verschaltung mindestens der Rezeptoren mit den Maxima bei 355 und 515 nm zu fordern, wobei die Antworten der Rezeptoren nahezu unverändert "durchgeschaltet" würden.

D.7. Flugreaktionen

D.7.1. Flugdauer und Reaktionen: Open-loop-Versuche

Der Großteil der Tiere in den open-loop-Versuchen verhielt sich nicht so, wie es nach den Voraussagen der klassischen Optomotorik zu erwarten gewesen wäre (vergl. D.7.3.). Dies könnte man für einen Fehler in den Versuchsanordnungen halten. Da aber die gleichen Tiere in den closed-loop-Versuchen durchaus "sinnvoll" und konsistent reagierten, handelt es sich hier wohl doch um ein reales Phänomen.

Ein fixiert fliegendes Tier zeigt sicher nicht alle Verhaltensweisen, die es im freien Flug zeigen würde. Zudem sind Verschiebungen in der erbrachten Leistung zu erwarten; so wird es wahrscheinlich nur wenig Hub erzeugen, da es ja nicht fällt. Dieser Vorbehalt gilt hier und an allen Stellen, an denen Ergebnisse aus den "Flugversuchen" diskutiert werden (vergl. DAVID & KENNEDY 1987). Dennoch ist es legitim, für die Interpretation des Freilandverhaltens Ergebnisse dieser Kategorie von Experimenten zu verwenden.

S. exempta führt Wanderflüge durch. Charakteristisch für Wanderungen ist, daß Reize nicht beachtet werden, die ansonsten verläßlich vorhersagbare Reaktionen hervorrufen. Beispiele für

solche Reize wären etwa Futterquellen oder Sexuallockstoffe (KENNEDY 1975). Es liegt daher nahe, die Dauerflugphase, in der *S. exempta* auf optische Reize nicht reagiert, mit dem Migrationsflug zu identifizieren. In der Tat können die Tiere während des Wanderflugs zumindest über einige Zeit zum Spielball von stürmischen Windbewegungen werden und solche Situationen wirken auf sie daher wohl auch nicht weiter "beunruhigend". Dagegen versuchen die Falter auch in dieser Phase durchaus, eine gewisse Kontrolle über ihre Lage im Raum zu behalten, wie die closed-loop-Versuche zeigen. Die (theoretischen) Konsequenzen, die sich daraus für das Ausbreitungsverhalten insgesamt ergeben, sollen in den nächsten Abschnitten diskutiert werden.

Das "Einklinken" in die von der klassischen Optomotorik her bekannten Muster-Folgereaktionen gegen Ende des Fluges bereitet verständnismäßig keine Probleme. Um auf einem bestimmten Punkt landen zu können, muß ein fliegendes Tier dessen Bewegung zu kompensieren versuchen, sei sie durch dessen Eigenbewegung, die Bewegung des Tieres oder den Wind verursacht. Das Tier agiert hier nicht mehr, sondern reagiert nur noch.

D.7.2. Winkelgeschwindigkeit und Flughöhe

Die Reaktionsstärke der Tiere ist in weiten Bereichen unabhängig von der Musterlaufgeschwindigkeit (s. C.6.2.5.). Um dies zu verstehen, ist es zweckmäßig, einen Überblick von der Größe der Winkelgeschwindigkeiten zu bekommen, mit denen sich ein Bodennmuster im Freiland bewegen kann.

Der Winkel σ , den ein Objekt am Boden senkrecht unter dem Tier in einer Sekunde zurücklegt, ist definiert durch den Quotienten der Windgeschwindigkeit v_w und der Flughöhe k (wenn die Eigengeschwindigkeit des Falters 0 ist). Es gilt

$$(2) \quad \tan \sigma = v_w / k.$$

Damit ist σ direkt proportional zu v_w und indirekt proportional zu k . Bei konstantem v_w ist die Funktion $\sigma = f(k)$ eine Hyperbel. In Tabelle A 25 (Anhang) wird σ in dieser Form als Funktion der

Flughöhe k berechnet. Es werden vier Windgeschwindigkeiten ausgewählt, nämlich 1, 2½, 10 und 25 m/s. Die beiden ersten begrenzen etwa den Bereich der Dauer-Fluggeschwindigkeit von *S. exempta*, die anderen beiden sind die Geschwindigkeiten eines mittleren und eines recht kräftigen Windes.

In Abb. 30 sind die Werte für die Winkelgeschwindigkeit σ/s gegen die Flughöhe aufgetragen. Aus ihr kann man besonders zwei Dinge entnehmen: erst wenn die Höhe unter 70 m sinkt, steigt die durch die Eigenbewegung bewirkte Winkelgeschwindigkeit auf mehr als 2°/s; oberhalb einer Flughöhe von etwa 150 m ändert sie sich praktisch nicht mehr. Dagegen sinkt selbst die durch einen mittleren Wind von 10 m/s hervorgerufene Winkelgeschwindigkeit erst oberhalb 500 m auf 1°/s ab.

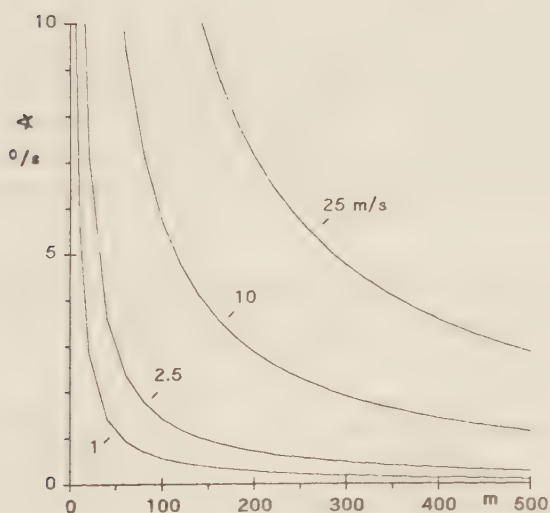


Abb. 30 Winkelgeschwindigkeiten von Objekten am Boden

Abhängigkeit der Winkelgeschwindigkeit (in °/s) von der Flughöhe (in m) und der Geschwindigkeit über Grund (1, 2½, 10 und 25 m/s)

Nimmt man für die Wander-Flughöhe von *S. exempta* Werte zwischen 200 und 500 m an (es werden auch höhere Werte genannt, vergl. RILEY et al. 1985: 600 m, RAINEY 1985: 1150 m; nach ROSE et al. 1985 durchschnittlich 410 m), folgt daraus unmittelbar:

1. Soll *S. exempta* ihre Position relativ zum Wind anhand der Bodenmusterbewegungen regeln, muß sie in der Lage sein, Winkelgeschwindigkeiten von größenordnungsmäßig $1^\circ/\text{s}$ und weniger gut zu erkennen.
2. Winkelgeschwindigkeiten von mehr als $1^\circ/\text{s}$ entsprechen im Regelfall bereits Windgeschwindigkeiten, die *S. exempta* nicht mehr aktiv kompensieren kann.

S. exempta sollte bei Winkelgeschwindigkeiten im Bereich von etwa $\frac{1}{2}$ bis $2^\circ/\text{s}$ ein gutes Auflösungsvermögen haben, um zu erkennen, wann eine Windgeschwindigkeit bereits kritisch hohe Werte erreicht. Ist die Windgeschwindigkeit überkritisch, sollte *S. exempta* nämlich auf energieverwendende Versuche verzichten, windaufwärts zu fliegen.

Im Versuch lagen die Winkelgeschwindigkeiten am Ort des Versuchstieres z.T. deutlich höher als $1^\circ/\text{s}$. Somit ist es vielleicht nicht überraschend, wenn sich die Tiere unter diesen Bedingungen eher passiv zu verhalten scheinen. Es könnte sich dabei im Gegenteil um durchaus situationsangepaßtes Verhalten handeln (s. E.6.).

Für - tagaktive - Heuschrecken wurden Werte um $4^\circ/\text{s}$ oder besser als Auflösungsgrenze angegeben (WALOFF 1972, s.a. RILEY & REYNOLDS 1986).

D.7.3. Kybernetische Modelle

Für die Flugsteuerung von Nachtfaltern sind mathematische Modelle entwickelt worden, die eine Vielzahl von Verhaltensmustern beschreiben (PREISS & KRAMER 1986 b). Sie beziehen sich jedoch auf eine andersartige Situation als die vorliegende, nämlich den Anflug auf eine Pheromonquelle. Es soll versucht werden darzustellen, inwieweit sich die Modelle auf die neue Situation übertragen lassen und an welchen Stellen gegebenenfalls Modifikationen notwendig sind.

Es ist sinnvoll, zuerst einige geometrische Größen zu definieren, die sich ergeben, wenn ein Tier unter Windeinfluß fliegt (PREISS & KRAMER l.c.). Diese Bezeichnungen weichen teilweise von den im übrigen Text benutzten ab. Das Tier fliege mit einer Eigengeschwindigkeit v_L ("airspeed", die sonst im Text mit v_f bezeichnete Geschwindigkeit) und werde vom Wind mit der Geschwindigkeit v_W ("windspeed") verdriftet. Die Geschwindigkeit über Boden v_B ("groundspeed") ergibt sich durch Vektoraddition von v_L und v_W (Abb. 31 a).

Der Winkel, den die Gegenwindrichtung und die Körperlängsachse einschließen, wird im Schrifttum als Kurswinkel (course angle) α bezeichnet (er wird in diesem Text auch Abweichungswinkel genannt). Der Winkel, den die Gegenwindrichtung und die tatsächliche Flugbahn des Tieres einschließen, wird als Bahnwinkel (track angle) θ bezeichnet (Abb. 31 a).

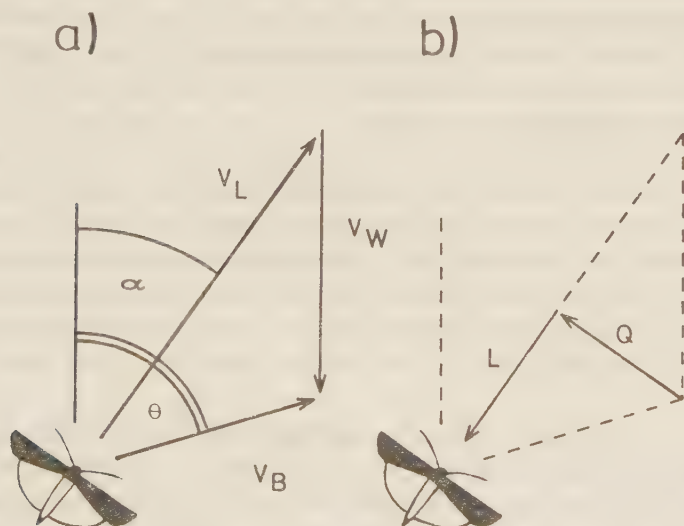


Abb. 31 Flugdreieck

- a) Definition der Eigengeschwindigkeit v_L , der Windgeschwindigkeit v_W , der Geschwindigkeit über dem Boden v_B , des Winkels α zwischen der Gegenwindrichtung und v_L und des Winkels θ zwischen v_W und v_B ;
- b) vektorielle Zerlegung von v_B in die Längskomponente L und die Querkomponente Q (bezogen auf die Körperlängsachse des Tieres)

Ist der Kurswinkel α nicht Null, läuft das Bodenmuster schräg unter dem Tier weg. Diese Bewegung kann vektoriell in zwei senkrecht zueinander stehende Teilbewegungen aufgelöst werden, von denen sich die eine in Längsrichtung der Körperachse des Tieres bewegt (Längskomponente L) und die andere quer zur Körperlängsachse läuft (Querkomponente Q) (Abb. 31 b).

Beim Anflug auf eine Pheromonquelle wird die Gegenwindrichtung nach dem Modell erreicht, indem die Querkomponente zu Null und die Längskomponente auf einen Konstantwert größer Null geregelt wird (PREISS & KRAMER l.c.). Dabei muß der Sollwert der Längskomponente verstellbar sein, da andernfalls ein gerade gestartetes Tier der von ihm selbst erzeugten Musterbewegung optomotorisch folgen und wieder landen müßte.

Dieses Modell ist am Schwammspinner (*Lymantria dispar*) entwickelt worden. Wahrscheinlich besitzt auch *S. exempta* ein derartiges Steuerungssystem. Sie steht ihm verwandtschaftlich recht nahe und der Anflug der Männchen an die mit Pheromon lockenden Weibchen erfolgt bei beiden Arten in der prinzipiell gleichen Weise (MURLIS et al. 1982).

Ein derartiges Steuerungssystem könnte auch in anderen Funktionskreisen sinnvoll eingesetzt werden und damit bei beiden Geschlechtern vorhanden sein. So wäre der Anflug an Nahrungsquellen, etwa duftende Blüten, ein Beispiel aus dem Bereich der Nahrungsaufnahme. Ähnliches gilt z.T. auch für das Aufsuchen geeigneter Raupenfutterpflanzen durch legewillige Weibchen.

Gehört das Ausrichten gegen den Wind tatsächlich zur ethologischen Grundausrüstung von *S. exempta*, erforderte es lediglich eine Auskopplung des Sollwerts der Längskomponente L aus der aktiven Regelung, um die Rückwärtsverdriftung der Falter bei Wanderflügen modellmäßig zu beschreiben. Eine solche Abkopplung scheint zumindest für den Fall "zweckmäßig", daß die vom Tier wahrgenommene Bewegung des Bodenmusters einer Windgeschwindigkeit entspricht, die es nicht mehr kompensieren kann (s. D.7.2.).

Soll der Abweichungs-(Kurs-)winkels α gegen Null geregelt werden, könnte dieses Ziel erreicht werden, indem eine symmet-

rische Musterbewegung über beide Augen angestrebt wird, wobei der Input der beiden Augen zentralnervös entgegengesetzte Vorzeichen erhielt. Dem entspricht im Modell die Regelung der Querkomponente Q zu Null und der Längskomponente L auf einen Sollwert (PREISS & KRAMER l.c.).

Eine Regelung von α zu 90° käme dagegen einer Regelung von L zu Null und von Q auf einen Sollwert gleich. Dieser Sollwert könnte unbestimmt bleiben und einfach als Maximum des Betrags von Q definiert sein. Zusätzlich müßte den Inputs beider Augen zentralnervös das gleiche Vorzeichen zukommen. Ein positiver oder negativer Sollwert von Q wäre dann die Erklärung für das Festhalten an einer Stellung von entweder $+90^\circ$ oder -90° relativ zum Wind. Gleichzeitig wäre damit eine Unabhängigkeit von der Windstärke gegeben.

Der Übergang von $\alpha = 0$ zu $\alpha = 90^\circ$ könnte durch ein kontinuierliches Abkoppeln von L von der Regelung und ein Hinaufregeln von Q auf einen Sollwert beschrieben werden. Dafür würde jedoch nicht einfach nur die Summe aus L und Q auf einen Konstantwert geregelt. Beim Schwammspinner ist nachgewiesen worden, daß dieses Modell der Regelung nicht zutrifft (PREISS & KRAMER l.c.). Vielmehr werden L und Q offenbar unabhängig voneinander eingestellt.

Die Abänderungen an den Modellen, die zur Beschreibung des Migrationsverhaltens von *S. exempta* nötig sind, halten sich damit in sehr engen Grenzen.

D.7.4. Literaturdaten: Fesselflug

Dauerflugversuche mit fixiert fliegenden Faltern wurden in den letzten Jahren vor allem von GATEHOUSE und seinen Mitarbeitern durchgeführt. Seine Versuchsanordnung gestattet den Tieren, nach Belieben zu "starten" und zu "landen". "Starten" bedeutet dabei, daß das Tier eine weitgehend beliebige Mischung aus Schub und Hub entwickelt. Dabei bewegt es einen Hebelarm, und gesteuert durch eine Lichtschranke entfernt sich die Unterlage, auf der es zuvor geruht hatte. Produziert es nur noch so wenig Schub und Hub, daß die Lichtschranke wieder in Aktion tritt, wird die Unterlage wie-

der an das Tier herangeführt, das daraufhin Tarsenkontakt bekommt und "landet" (oder erneut startet) (GATEHOUSE & HACKETT 1980). Die Situation des Starts kommt den natürlichen Bedingungen wesentlich näher als die der "Landung". Die Tiere sind starr mit der Apparatur verbunden daher ist es möglich, daß der Versuch des Falters, nur Hub zu erzeugen (was mit einer steileren Anstellung der Körper-Längsachse verbunden ist), hier zu einer "Landung" führt. Das hätte primär zur Folge, daß die ermittelte durchschnittliche Flugdauer unter der realen läge.

GATEHOUSE und seine Arbeitsgruppe versuchten, diejenigen genetischen Komponenten, die speziell die Flugdauer beeinflussen, näher zu charakterisieren. Hierzu wurden Selektionsversuche auf "Langflieger" und "Kurzflieger" durchgeführt (PARKER & GATEHOUSE 1985 a,b). Während die Selektion auf "Langflieger" verhältnismäßig leicht gelang, ließen sich die "Kurzflieger" nicht als einheitliche Gruppe darstellen. Die angewendete Selektionstechnik arbeitet unsymmetrisch; sie erfaßt "Langflieger" (positive Versuchsergebnisse) eindeutiger als "Kurzflieger" (negative Versuchsergebnisse). - Das Merkmal "Langflieger" soll von mehreren Faktoren gesteuert werden (PARKER & GATEHOUSE 1985 b, GATEHOUSE [im Druck]).

Bereits aus der Versuchsanordnung selbst leitet sich aber möglicherweise ein weiterer, zusätzlicher Aspekt ab: sie erlaubt den Faltern keine seitlichen Schwenkungen. Die Tiere neigen jedoch stark dazu, ihren Flug zu beenden, wenn ihr Verhalten nicht durch eine (optische) Rückkopplung "belohnt" wird (eigene Beobachtungen; s. C.6.1.). Daher "landen" die Tiere vermutlich nicht nur, wenn sie ihren Flug tatsächlich beenden wollen, sondern auch, wenn sie schwenken wollen, jedoch nicht können. Damit wären die "Langflieger" eine vergleichsweise sehr einheitliche Gruppe, nämlich Tiere, die 1. sehr lange fliegen und 2. sehr spät schwenken. Die "Kurzflieger" dagegen wären eine äußerst uneinheitliche Gruppe, in der sämtliche anderen Flugtypen zusammengefaßt würden. Es ist unmittelbar einleuchtend, daß die Selektion auf "Langflieger" damit zu wesentlich eindeutigeren Ergebnissen führen wird.

Der Vergleich der empirisch erhaltenen Flugdauerklassen (GATEHOUSE & WOODROW 1987) mit den theoretisch zu erwartenden Werten der Schwenkwahrscheinlichkeit (s. E.5.4.) zeigt eine bemerkenswerte Übereinstimmung. Dies legt den Schluß nahe, die experimentell ermittelten Histogramme spiegelten tatsächlich weniger die (Gesamt-)Flugdauer, als vielmehr die Zeit bis zum Schwenken wider.

Versuche, mit einem radialen Windkanal Orientierungsleistungen der Falter im Freiland zu dokumentieren, führten, offenbar infolge von Störlichteinflüssen (Straßenlaterne), nicht zu verwertbaren Ergebnissen (COOTER 1983).

E. Ausbreitung

E.1. Ausbreitungsfähigkeit einzelner Stadien

S. exempta zeigt in keinem Entwicklungsstadium Tendenzen zu aktiv gregärer Lebensweise. Im Gegenteil versuchen vor allem die Raupen, sich gegenseitig möglichst aus dem Weg zu gehen. Falter aus Outbreaks wandern u.U. mehrere Hundert Kilometer weit (s. A.1.1.). Es bleibt zu klären, ob neben der Ausbreitung durch das Falterstadium noch weitere Stadien nennenswert zur Verteilung der Tiere beitragen.

Die Eilarven stellen nach GATEHOUSE (pers. Mitt.) einen solchen Verbreitungsfaktor dar. Er hält es für besonders wichtig, daß *S. exempta* Gelege hoch über dem Erdboden, z.B. an Baumästen, ablegt und die sich abseilenden Eilarven an abgerissenen Spinnfäden durch den Wind über größere Distanzen verbreitet werden. Als Beweis für die starke Ausbreitungstendenz der frisch geschlüpften Eilarven führt er auch an, daß sie sich auch von geeignetem Futter entfernen (GATEHOUSE, in GUNN & GATEHOUSE [im Druck]).

Es gibt jedoch eine Reihe von Gründen, die Ausbreitungsleistung der Eilarven für unerheblich zu halten, verglichen mit der Gesamt-Ausbreitungsfähigkeit innerhalb einer Generation:

1. Die Larven besitzen keine morphologischen Anpassungen zur Windverbreitung, etwa Schwebenhaare, wie sie Schwammspinnerlarven (*Lymantria dispar*) besitzen.
2. Im Gegensatz zu Jungspinnen können die Eilarven ihre Spinnfäden nicht am Anheftungspunkt kappen und den Faden als Luftfloß benutzen.
3. Alle Raupen eines Geleges schlüpfen fast gleichzeitig. Müssen sie sich aus mehreren Metern Höhe abseilen, werden die Spinnfäden vom Wind umeinander gewickelt.
4. Selbst bei kräftigem Wind reißen die Spinnfäden der Eilarven nicht leicht, besonders, wenn sie vom Wind zu einem Seil verwirbelt werden.
5. Es gibt keinen Hinweis aus dem Freiland, daß *S. exempta* einen nennenswerten Prozentsatz der Gelege in Bäumen ablegt. Vielmehr legen die Falter bevorzugt auf frischem Gras ab (Armyworm Section der Desert Locust Control Organization: The African Armyworm, 1987). Ist dagegen im Ablagegebiet (noch) kein Gras vorhanden (vergl. B.1.1.), halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß die meisten Eier in den Tagesverstecken der Falter abgelegt werden. Dort sind für die Eier durch die relativ hohe Luftfeuchtigkeit und die ausgeglichenen Temperaturen auch besonders gute Entwicklungsbedingungen gegeben. Diese Tagesverstecke dürften sich zum größten Teil unter Erdschollen und Steinen oder in vertrockneten Grashorsten befinden. Auf Erde abgelegte Eier wären durch die Bedeckung mit der schwärzlichen Afterwolle der Weibchen auch besonders gut getarnt. Tagesverstecke in Bäumen, z.B. unter loser Rinde, dürften schon deshalb seltener sein, weil in ausgeprägtem Grasland schon definitionsgemäß nur ein geringer Baumbestand vorhanden sein wird. - Freilandbeobachtungen zu diesem Punkt liegen nicht vor.
6. Die Aussage, Eilarven entfernten sich auch von geeignetem Futter, ist irreführend. Tatsächlich wandern sie vom Gelege weg und verteilen sich. Dabei laufen sie jedoch nur so weit, wie es nötig ist, um einerseits Futter zu finden und andererseits aus der unmittelbaren Nachbarschaft der Geschwister zu gelangen. Als Kriterium für die zweite Bedingung gilt offen-

bar, daß in der Nähe des ausgewählten Ruheortes innerhalb einer bestimmten Zeitspanne kein physischer Kontakt mit einem Geschwister erfolgt, sei er direkt oder indirekt, z.B. über Spinnfäden (eigene Beob.). Wenn sich also ein Gelege auf einem Grasblatt befindet, werden sich die Raupen abseilen und verteilen. Bietet man ihnen dafür aber einen dichten Rasen von rund 1 cm hohen Graskeimen (s. B.1.1.), verteilen sie sich nur so lange, bis schließlich auf jedem Keimling höchstens eine Raupe sitzt; die gesamte Ausbreitungsfläche beträgt dann nur wenige Prozent eines Quadratmeters!

E.2. Theoretische Analyse des Wanderverhaltens

Unter simulierten Flugbedingungen, die dem Tier eine aktive Beeinflussung seiner optischen Umwelt ermöglichen, zeigt *S. exempta* charakteristische Reaktionen. Im folgenden soll aufgezeigt werden, welche Implikationen sich aus solchen Verhaltensmustern für das Freilandverhalten ergeben.

Bisherige Modelle der Migrationsbewegungen von Insekten gehen entweder von ökologischen Faktoren aus, wie Jahreszeit und Temperatur zur Migrationszeit (HOGG & GUTIERREZ 1980, STINNER et al. 1986), oder sie unterstellen eine Monte-Carlo-Bewegung und verfolgen diese mathematisch (DAVIS 1980). Durch die Berücksichtigung einer wichtigen Sinnesleistung ergibt sich dagegen ein neuartiger Aspekt. Die aktiven Leistungen der Tiere bei ihrer Ausbreitung dürften wichtiger sein, als es in den genannten Modellen angenommen wird.

S. exempta hat offenbar in keiner Lebensphase eine aktive Aggregationstendenz, wie sie etwa für einen Heuschreckenschwarm typisch ist (ROSE 1979 a,b). Ganz im Gegenteil stellt zumindest für das Raupenstadium eine hohe Flächendichte einen Streßfaktor dar, der über einfache Vermeidungsreaktionen hinaus spezifische physiologische Reaktionen auslöst, die ihrerseits noch das Falterstadium beeinflussen (WOODROW et al. 1987; s. A.1.1.). Warum *S. exempta* derartige Reaktionsmuster entwickelt hat bzw. entwickeln mußte, ist offen. Für die Entwicklung geeignete Biotope sind zeitlich und räumlich kaum vorhersagbar (GATEHOUSE [im

Druck]; vergl. E.7.). Zudem leidet *S. exempta* besonders heftig unter Viren, die gerade bei Massenvermehrungen nahezu die gesamte Population auslöschen können (s. B.1.1.). Da nach einem Outbreak zahlreiche infektiöse Partikel über den Boden verteilt sein dürften, sinkt die Überlebenswahrscheinlichkeit für Raupen der nächsten Generation in erheblichem Maß.

Als Arbeitshypothese sei daher angenommen, *S. exempta* versuche auch als Falter, Artgenossen möglichst auszuweichen. Nach Massenvermehrungen sollten sich die Tiere daher möglichst gleichmäßig über eine möglichst große Fläche zu verteilen versuchen. Außerdem greifen eventuelle Selektionsfaktoren am Einzeltier, nicht aber an der Population an. Gibt es unter diesen Bedingungen ein Optimalprogramm, das, von jedem Einzeltier in gleicher Weise ausgeführt, zu einem idealen Ergebnis, nämlich einer gleichmäßigen Verteilung, führt? Auf dieser Grundlage lassen sich die Grenzen der Möglichkeiten von *S. exempta* aufzeigen sowie Voraussagen über das Verhalten treffen, die nachprüfbar sind.

In den folgenden Abschnitten wird zuerst erörtert, wie groß die maximal erreichbaren Flächen unter bestimmten Bedingungen sein können. Anschließend werden Vorstellungen zu den Verhaltensweisen entwickelt, die nötig sind, um eine gleichmäßige Verteilung über diese Flächen zu erreichen.

E.3. Erreichbare Fläche

E.3.1. Aktiv erreichbare Fläche

Sofern die Tiere mit zufälliger Startrichtung, zufälliger Geschwindigkeit und zufälliger Dauer fliegen, ist die aktiv erreichbare Fläche (F_a) durch die maximale Geschwindigkeit, die maximale Flugdauer und die minimale Neigung zu Änderungen der Flugrichtung (Geradeausflug) begrenzt. Die Fläche ist ein Kreis um den Startpunkt S mit Radius r_{max} (Abb. 32 a):

$$(3) \quad r_{max} = f(v_{max}, t_{max}, \tau_{min}) \quad [m]$$

mit v_{max} : maximale Geschwindigkeit, t_{max} : maximale Flugdauer,

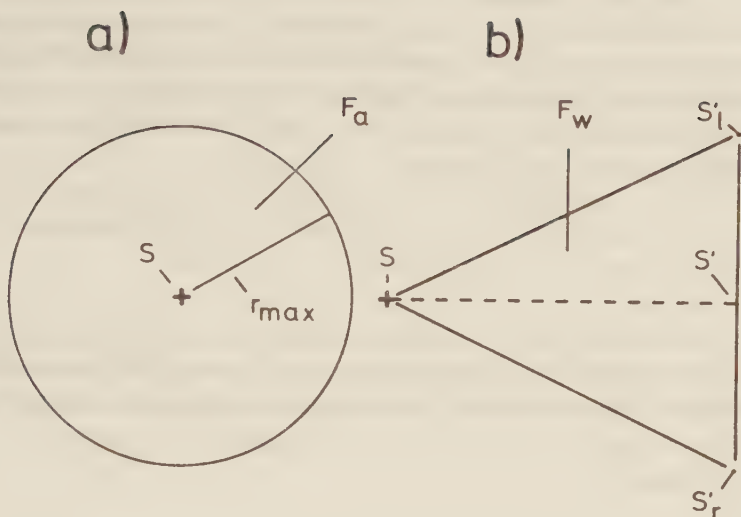


Abb. 32 Erreichbare Flächen I

- a) aktiv erreichbare Fläche (F_a). S : Startpunkt, r_{max} : (maximal ökonomische Faltergeschwindigkeit $\times$ maximale Flugzeit);
- b) unter optimaler Windausnutzung erreichbare Fläche (F_w). S : Startpunkt, S' : Landepunkt eines passiv verdrifteten Partikels nach maximaler Flugzeit, S'_l , S'_r : Landepunkte von Tieren, die die maximale Flugzeit mit maximal ökonomischer Geschwindigkeit um 90° quer zum Wind geflogen sind (nach links oder rechts), gestrichelt: Bahn eines passiv verdrifteten Partikels

τ_{min} : minimale Schwenkneigung.

Auf dem Umfang dieses Kreises werden demnach diejenigen Tiere landen, die mit der höchsten erreichbaren (und physiologisch sinnvollen) Geschwindigkeit fliegen, die Nacht möglichst vollständig ausnutzen (d.h. in der Abenddämmerung starten und bis zur Morgendämmerung fliegen) und möglichst selten schwenken (d.h. geradeaus fliegen). Letzteres ist charakteristisch für Migrationen (KENNEDY 1975).

Nur unter diesen Bedingungen ist die Wahrscheinlichkeit, dünn besiedeltes Gebiet zu erreichen, dann am größten, wenn die Tiere mit zufälliger Richtung starten und möglichst lange geradeaus fliegen. Der Abstand zum Nachbarn vergrößert sich dann mit der Flugdauer, die Flächendichte verringert sich mit dem Quadrat der zurückgelegten Strecke.

E.3.2. Wind

Im Lebensraum von *S. exempta* ist es gewöhnlich windig. Zunächst wird der Wind als gleichförmig angenommen, d.h. er bläst mit konstanter Geschwindigkeit aus einer konstanten Richtung. Ein passiv treibendes Partikel legt also von Abend- bis Morgendämmerung die Entfernung

$$(4) \quad g = 12^h \times v_w \quad [m]$$

zurück (12^h : 12 Stunden, v_w : Windgeschwindigkeit).

Dieser Strecke überlagert sich die kreisförmige Fläche, die soeben beschrieben wurde. Da nicht alle Tiere die ganze Nacht hindurch fliegen, können sie also außerdem über einer Fläche F_w verstreut sein, die ein gleichschenkliges Dreieck darstellt mit der Höhe g und der Basislänge $2 r_{max}$ (Abb. 32 b):

$$(5) \quad F_w = g \times r_{max} \quad [m^2]$$

Diese Fläche ergibt sich, wenn man annimmt, die Tiere orientierten sich stets so, daß ihr eigener Geschwindigkeitsvektor senkrecht auf dem Windvektor steht.

Die insgesamt, also aktiv und mit Hilfe des Windes erreichbare Fläche (F_g) ergibt sich somit zu

$$(6) \quad F_g = F_a + F_w - F_u \quad [m^2],$$

wobei F_u das Überlappungsgebiet von F_a und F_w ist.

E.3.3. Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit

Die insgesamt erreichte Fläche hängt vor allem von der Windgeschwindigkeit v_w ab. Diese Abhängigkeit läßt sich an einigen Beispielen verdeutlichen.

a. Solange die Windgeschwindigkeit v_w kleiner oder gleich der Faltergeschwindigkeit v_f ist ($v_w \leq v_f$), ist nach (6)

$$(7) \quad F_g = F_a = \pi \times r_{\max}^2 \quad [m^2],$$

da F_w völlig innerhalb F_a liegt (Abb. 33 a). Die erreichbare Fläche hängt also überwiegend von der Flugleistung der Falter ab.

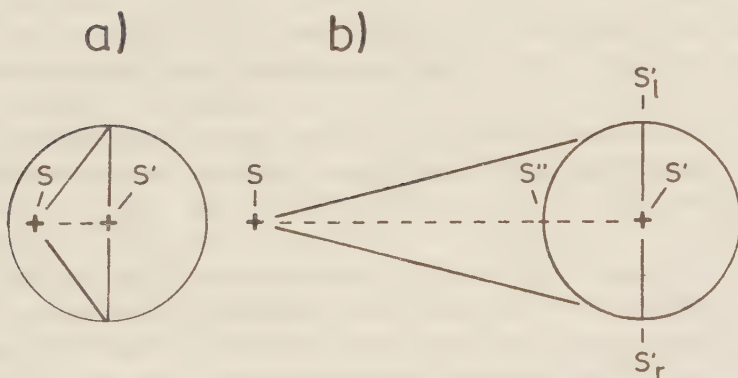


Abb. 33 Erreichbare Flächen II

Kombinationen von F_a und F_w ; Bezeichnungen wie in Abb. 32

- a) Faltergeschwindigkeit größer als Windgeschwindigkeit;
- b) Faltergeschwindigkeit ein Viertel der Windgeschwindigkeit;
 S'' : Schnittpunkt zwischen der Bahn eines passiven Partikels und des Kreises um S' (vergl. E.4.2.)

b. Für weitergehende Überlegungen ist der Fall von Bedeutung, daß die aktiv und die mit optimaler Windausnutzung ($v_f \perp v_w$) erreichte Fläche gleich groß sind ($F_w = F_a$). Dann gilt

$$(8) \quad \pi \times r_{\max}^2 = g \times r_{\max} \quad [m^2].$$

Daraus folgt wegen $r_{\max} = v_f \times 12^h$ und $g = v_w \times 12^h$ unmittelbar

$$(9) \quad v_w = \pi \times v_f \quad [m/s].$$

Dieser Fall ist also gegeben, wenn die Windgeschwindigkeit etwas mehr als 3 mal so groß ist wie die maximale Falter-Reisegeschwindigkeit.

c. Ist die Windgeschwindigkeit deutlich größer als die Faltergeschwindigkeit ($v_w \gg v_f$), ergibt sich

$$(10) \quad F_g = F_w \quad [m^2].$$

Bei sehr hohen Windgeschwindigkeiten spielt die Leistung des Falters also nur noch eine untergeordnete Rolle (vergl. Abb. 33 b).

Die Verteilung innerhalb dieser Flächen kann durchaus ungleichmäßig sein. Die Bedingungen für eine gleichmäßige Verteilung werden unten diskutiert (s. E.5.).

An dieser Stelle ist die Kenntnis realer Wind- und Faltergeschwindigkeiten von Interesse. Als Windgeschwindigkeiten kommen Werte zwischen 0 und etwa 25-30 m/s in Frage. Als mittlerer Wert für weitere Berechnungen wird eine Standardgeschwindigkeit v_w von 10 m/s (= 36 km/h) angenommen. Die Eigengeschwindigkeit wanderner Falter ist naturgemäß nicht leicht festzustellen. Aus Laborbeobachtungen fixierter fliegender Tiere und aus Radarbeobachtungen ergeben sich übereinstimmend Werte unter 5 m/s (BROWN et al. 1969, Aidley 1974, RILEY & REYNOLDS 1986; eigene Beobachtungen). Ein Wert von v_f von 2,5 m/s liegt wohl bereits an der oberen Grenze für Dauerleistungen. Danach wäre

$$(11) \quad v_w = 4 \times v_f \quad [m/s]$$

und damit

$$(12) \quad g = 4 \times r_{\max} \quad [m].$$

Die mittlere Windgeschwindigkeit liegt also um einen Faktor 4 über der Faltergeschwindigkeit. Somit wäre der "Realfall" zwischen den Beispielen b. und c. anzusiedeln. Die erreichbare Gesamtfläche ergibt sich nach (6) zu

$$(13) \quad F_g \approx \pi \times r_{\max}^2 + 4 \times r_{\max}^2 - \frac{1}{2} \times \pi \times r_{\max}^2 \\ \approx (4 + \pi/2) \times r_{\max}^2 \quad [m^2] \quad (\text{Abb. 33 b}).$$

E.3.4. Nicht gleichförmiger Wind

Gewöhnlich ist Wind weder nach seiner Stärke noch nach der Richtung konstant. Variationen in der Stärke führen lediglich zu Schwankungen in der "Verdriftungsleistung" windabwärts, die die oben getroffenen Aussagen nicht weiter berühren. Änderungen in der Windrichtung können zwischen zwei Extremen eingeordnet werden. Entweder wechselt er seine Richtung abrupt, etwa hinter einem Bergrücken. In diesem Fall wird F_w insgesamt kleiner, da die vorher aufgefächerten Tiere wieder konzentriert werden (Abb. 34 a). Oder er rotiert um einen Punkt, der windabwärts vom Startpunkt S liegt (Abb. 34 b). Dies könnte etwa geschehen, wenn er dem Verlauf eines Tales folgt. Dabei entsteht auf der drehrichtungsabgewandten Seite ein zusätzliches überstrichenes Gebiet F_z . Dieses ist aber kleiner als die auf der gegenüberliegenden Seite entstehende Überlappungszone F_u . Nur wenn der Wind um einen Punkt am Rande von F_w oder sogar außerhalb davon rotierte, könnte F_z größer als F_u sein.

Eine Änderung der Windrichtung führt also im Regelfall zu einer Verkleinerung der Fläche F_w . Damit soll natürlich nicht gesagt werden, die Tiere könnten durch Wind überhaupt nicht verteilt werden. Jedoch wäre die Verbreitungswirksamkeit des Windes bei idealer Gleichförmigkeit noch größer, als sie es im Realfall bereits ist. Es bleibt zu überprüfen, ob bei Vorliegen solcher Winddrehungen die Tiere dazu neigen, ihr Abweichen von der Gegenwind- zur Querausrichtung bevorzugt zu der Seite zu richten, auf

der F_z liegt.

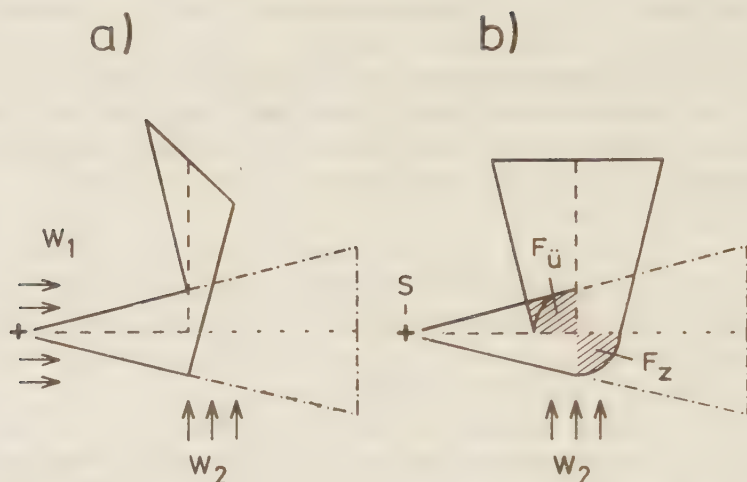


Abb. 34 Änderungen der Windrichtung

Bezeichnungen vergl. Abb. 32 b

Strichpunktlinie: erreichbare Fläche ohne Windrichtungsänderung

w_1 (für a und b), w_2 : Windrichtungen 1 und 2, S, +: Startpunkt, F_u : Überlappungsgebiet, F_z : zusätzlich überstrichenes Gebiet

a) abrupte Windrichtungsänderung um 90°;

b) Windrotation um einen Punkt windabwärts von S (90°): $F_u > F_z$

E.4. Kosten

E.4.1. Fettreserven, Wasservorrat

Der Energievorrat des Falters stammt zum überwiegenden Teil aus den Fettreserven, die die Raupe angesammelt hat. Für den Falter gibt es darüber hinaus höchstens noch die Möglichkeit, aus Blüten, von extrafloralen Nektarien oder mit Honigtau Kohlenhydrate aufzunehmen. Die Verfügbarkeit und Ergiebigkeit dieser Energiequellen ist aber starken Schwankungen unterworfen und nicht vorhersagbar. Auf jeden Fall dürften sie dem plötzlichen Ansturm von Millionen Faltern nicht gewachsen sein. Ungeklärt ist darüber hinaus, in welchem Ausmaß die Tiere aus aufgenommenem Nektar Fett

zu synthetisieren vermögen (vergl. ZEBE 1954), das dann während der Migrationsflüge als "Flug-Treibstoff" zur Verfügung stünde.

Noch kritischer als der Fettvorrat ist für den Falter die verfügbare Wasserreserve. Zwar entsteht bei der Fettverbrennung während des Fluges eine gewisse Menge Wasser, aber die Verdunstungsverluste dürften noch höher liegen. Wasser wird einerseits dringend für die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane benötigt (s. E.8.2.), ist aber andererseits ein transportkostenintensiver Ballast.

E.4.2. Transportkosten

Schließlich ist der Falter gezwungen, seinen Energievorrat (i.w.S.) auf Migrationsleistungen und seine Nachkommenschaft aufzuteilen. Hubflug ist sicher kostengünstiger als Flug mit Maximalschub. Für die folgenden Überlegungen wird, um zu einer zahlenmäßigen Betrachtung zu kommen, angenommen, die Energiebedarfs-Relation von Nur-Hub-Flug zu Voll-Schub-Flug betrage 1:10.

Abbildung 33 b stellt eine Fläche dar, über die Falter bei einem Migrationsflug während einer Nacht verteilt werden können. Die Strecke SS' ist 4 mal so lang wie die Strecke S'S".

Falter, die vom Startpunkt S aus 12 Stunden lang mit vollem Schub in beliebiger Richtung geradeaus fliegen, landen auf der Kreislinie um S'. Ihre Flugkosten (K_{max}) sind maximal.

Falter, die sich vom Startpunkt S bis zum Landepunkt S' verdriften lassen, haben nur Hubkosten. Diese belaufen sich, nach der oben getroffenen Annahme, auf $0,1 K_{max}$.

Falter, die sich vom Startpunkt S verdriften lassen, aber bereits am Punkt S" landen, haben haben sogar noch geringere Kosten, nämlich $0,075 K_{max}$.

Das Erreichen ein und desselben Punktes kann damit zwischen 7,5 und 100% des maximalen Energieaufwandes kosten, je nachdem, wie konsequent der Transportfaktor Wind ausgenutzt wird!

E.4.3. Selektionsdruck

Ein beliebiger Punkt in der Fläche F_w (Abb. 33 b), die durch die Punkte S, S' und S'', begrenzt wird, würde theoretisch am kostengünstigsten dann erreicht, wenn die Tiere eine gewisse Zeit Nur-Hub-Flug durchführten, dann nach links oder rechts um 90° schwenkten und bis zu ihrer Landung mit einem Schub > 0 flögen ¹⁾.

Lediglich in derjenigen Hälfte des Kreises, die sich nicht mit F_w überschneidet, bedeutet Flug mit Dauerschub einen Geländegewinn. Dieser Gewinn ist allerdings unter realen Windverhältnissen geringer als unter den Idealbedingungen dieser Überlegungen. Zudem erfordert er eine Maximierung der Flugdauer. Es handelt sich also um einen teuer bezahlten Erfolg, der sich wohl nur für Tiere lohnt, die eine optimale Entwicklung hinter sich haben.

Falls die Tiere mit zufälliger Ausrichtung und positivem Schub starten, sollte der Selektionsdruck insgesamt also bewirken, daß mit dem Übergang vom Kurzstrecken- zum Migrationsflug

- bei Gegenwindausrichtung der Schub reduziert wird, u.U. bis auf 0;

- bei 90° -Querausrichtung zum Wind ein ökonomischer Dauerschub produziert wird;

- bei Mitwindausrichtung die Flugdauer maximiert wird.

(N.B.: Fall c. wurde lediglich in einem Fall beobachtet; dabei handelte es sich in der Tat um ein besonders großes und kräftiges Tier).

Das relative Gewicht der einzelnen "Wahl"möglichkeiten hängt vor allem vom tatsächlichen Kostenverhältnis von Hub- zu Schubflug und von der aktuellen Windstärke ab. Je teurer Schubflug ist, desto wichtiger wäre es, den Wind möglichst gut zu nutzen. Dies gilt selbst dann, wenn sich die aktiv erreichbare Fläche F_a und die mit Windausnutzung erreichbare Fläche F_w zahlenmäßig nicht sehr stark unterscheiden mögen. Andererseits sollte bei

¹⁾ Dies wäre unter den gegebenen Bedingungen gleichwertig mit dem Verfahren, erst um 90° zum Wind gedreht eine gewisse Strecke zu fliegen und sich anschließend bis zur Landung verdriften zu lassen. Unter realen Gegebenheiten ist es aber wahrscheinlich sinnvoller, erst abzuwarten, wie der Wind sich verhält, um danach die Schwenkrichtung zu wählen (s. E.3.4.).

sehr geringen Windgeschwindigkeiten die aktive Ausbreitung günstiger sein. Dann könnte ein interner "Umschalter" vom einen auf den anderen Verhaltensmodus wechseln. Sinnesphysiologisch könnte z.B. die vom Wind bewirkte Winkelgeschwindigkeit des Untergrundmusters einen kritischen Wert unterschreiten und damit zu subjektiv 0 werden (vergl. D.7.2.).

Die Annahme, der Druck zur Transportkostenminimierung führe zu reinen Hubfliegern, ist nicht stichhaltig. Zwar erzielten diese Tiere einen zu Beginn maximalen Fortpflanzungserfolg (gemessen etwa an der Eiproduktion), bezahlten dafür aber mit einer höheren Raupendichte und damit einer u.U. drastisch höheren Sterblichkeit der Nachkommen, z.B. durch erhöhte Virus-Virulenz (s. A.1.1., E.7.).

E.5. Quantitative Aspekte der Verteilung

Aus der Annahme, *S. exempta* verteile sich möglichst gleichmäßig über die erreichbare Fläche, ergeben sich einige quantitative Voraussagen zu einzelnen Verhaltenskomponenten. Durch eine Verifizierung oder Falsifizierung dieser Voraussagen sollten sich die theoretischen Überlegungen in den Abschnitten E.3.1. bis E.3.4. im Prinzip bestätigen bzw. widerlegen lassen. Allerdings lassen sich z.Z. nur einzelne Aspekte des freien Flugs eines Insekts im Labor nachvollziehen. Dies gilt insbesondere für Wanderflüge, die über mehrere hundert Kilometer führen.

Zumindest einige Komponenten des Wander-Flugverhaltens sollten jedoch relativ starr sein, da sie einem niedrigen Niveau in einer hierarchisch gegliederten Entscheidungskette angehören. Dies gilt z.B. (solange den Tieren keine anderen Entscheidungskriterien zur Verfügung stehen; s. E.7.) sehr wahrscheinlich für die theoretischen Komponenten "Einhalten der Gegenwindrichtung bei reduziertem Schub" und "90°-Querausrichtung zum Wind mit konstantem Schub" sowie für einige andere.

Numerische Voraussagen sollen im folgenden für die durchschnittliche Flugdauer, die Größe der im statistischen Durchschnitt zu erwartenden Flugdauerklassen und für das Zeitverhalten des Elements "Schwenken von Gegenwindausrichtung zu 90°-Querausrichtung" (kurz: Schwenken) entwickelt werden.

E.5.1. Erreichbare Verdünnungen

Für eine überschlagsmäßige Abschätzung der Verdünnungsrate, die Tiere aus einem Outbreak erreichen können, werden die Daten verwendet, die oben (E.3.3.) bereits entwickelt wurden. Dies sind die Windgeschwindigkeit von 10 m/s und die Faltergeschwindigkeit von 2,5 m/s. Für das Verhalten werden die Resultate aus Abschnitt E.4.3. übernommen, d.h. es wird unterstellt, die Tiere entwickelten Schubleistung nur senkrecht zur Windrichtung und nutzten den Wind optimal aus.

Außerdem sollen die Tiere aus einem kleinen Outbreak abwandern, in dem an einem bestimmten Tag auf 10.000 m² Fläche 100 Tiere /m² schlüpfen. Die Flächendichte von 100/m² erscheint hoch, ist aber durchaus realistisch. Dies wären 10⁶ Tiere, die von einer Fläche von 0,01 km² starten, also in diesem Zusammenhang von nahezu einem Punkt aus.

Die von diesem Schwarm in der ersten Migrationsnacht überstrichene Fläche ist ein gleichschenkliges Dreieck der Höhe g mit

$$(14) \quad g = 10 \text{ m/s} \times 12^h = 36 \text{ km/h} \times 12^h = 432 \text{ km}$$

und der Basis 2 r_{max} mit

$$(15) \quad r_{\max} = g / 4 = 108 \text{ km.}$$

Die überstrichene Fläche beläuft sich damit auf

$$(16) \quad F_w = 432 \times 108 \text{ km}^2 = 46.656 \text{ km}^2.$$

Die mittlere Restdichte D der Tiere errechnet sich zu

$$(17) \quad D = 10^6 / (4,66 \times 10^4 \text{ km}^2) = 21,4 / \text{km}^2$$

und der Verdünnungsfaktor f zu

$$(18) \quad f = (21,4/10^6 \text{ m}^2)/(100/\text{m}^2) = 2,143 \times 10^{-7}.$$

Die theoretisch insgesamt zu erreichende minimale Dichte ergibt sich als Produkt aus dem Verdünnungsfaktor pro Nacht und der Anzahl der Wandernächte. Die letztere wiederum wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst, die z.T. mit physiologischen Faktoren gekoppelt sind. Besonders wichtig ist hier das Phänomen der unterbrochenen Oozytenentwicklung ("arrested development"): Bei unzureichender Wasserversorgung, ja bereits bei zu niedriger Luftfeuchte kann die Eientwicklung um mehrere Tage verzögert werden. Dies ermöglicht den Weibchen, mehr Nächte zu wandern, um eventuell doch noch günstigere Bedingungen zu finden (PAGE, pers. Mitt.).

Die in der Praxis noch sinnvolle minimale Dichte wird dadurch bestimmt, daß die Tiere erst nach den Wanderungen kopulieren (KHASIMUDDIN 1978). Sie wird daher durch den Lockradius des Weibchens und den Suchradius des Männchens begrenzt. Eine Dichte von 80 Tieren pro km^2 wird als ausreichend betrachtet (GATEHOUSE [im Druck]).

Die tatsächlich erreichte Enddichte könnte möglicherweise durch Dichtemessungen geregelt werden, die von den Faltern vorgenommen werden. Während bei Raupen ein derartiger Mechanismus besteht, der die Entwicklung von Massen- und Einzelformen ("gregäre" und "solitäre" Formen) steuert, ist ein entsprechender Faktor für Falter aber nicht bekannt. Die Falter-Aggregationen in Bäumen, die dem Start der wandernden Tiere vorausgehen, sollen der Dichteabschätzung dienen (ROSE & DEWHURST 1979). Ein solches Verfahren wäre aber inhärent ungenau. Gerade in Gegenden, in denen nur wenige Bäume stehen, aber viel Gras, würde so eine hohe Gesamtdichte vorgetäuscht. Umgekehrt würde sich in baumreichen, aber grasarmen Gebieten eine Dichte, die die bodenständige Graspopulation bereits überlastet, viel zu stark verteilen.

E.5.2. Gleichverteilung über eine Strecke

Gegeben sei eine Strecke SS' . Eine Anzahl von m Faltern starte bei Sonnenuntergang von S . Diejenigen, die die ganze Nacht hindurch fliegen, landen in der Morgendämmerung am Punkt S' . Wenn die zu Beginn am Punkt S versammelte Menge Falter am Ende der Flugperiode gleichmäßig über diese Strecke verteilt sein soll, müssen während der gesamten Flugperiode t ständig Falter landen. Es muß gelten

$$(19) \quad dL/dt = \text{konstant}$$

(mit L : Anzahl landender/gelandeter Falter). Wird die Gesamtstrecke z.B. in $n = 12$ Teilstücke unterteilt, von denen jedes die Länge a mit

$$(20) \quad a = t/12 \times v_f \quad [m]$$

hat (mit v_f : Faltergeschwindigkeit), sollten auf jedem der n Teilstücke

$$(21) \quad L_n = m/12$$

also 8,3% der ursprünglich gestarteten Tiere landen. Da a direkt proportional zur Flugzeit t ist, beträgt die Landewahrscheinlichkeit während der gesamten Flugzeit 8,3% pro Zeiteinheit (Tab. 9; Abb. 35 a: L). Zugleich gibt jedes L_n die Besetzungswahrscheinlichkeit oder Größe der jeweiligen Flugdauerklasse FDK_n an, wobei n hier auch als Flugdauer von n 12teln von t verstanden wird.

Durch Aufsummieren der pro Zeiteinheit gelandeten Tiere L_n über n Zeiteinheiten erhält man den Anteil B_n der insgesamt zum Zeitpunkt n bereits gelandeten Tiere:

$$(22) \quad B_n = \sum_{i=1}^n L_i \quad (n = 1 \dots 12)$$

Dies ist im vorliegenden Fall eine Gerade (Tab. 9; Abb. 35 a: B). Aus ihr ergibt sich unmittelbar, daß die durchschnittliche Flugzeit (in unserem Beispiel) 6 Zeiteinheiten, allgemein $t/2$ beträgt.

Tab. 9: Gleichverteilung über eine Strecke

(Strecke in 12 gleiche Teile zerlegt)

n	Teilstück	L_n	B_n	p_n
1	0,083	8,3	8,3	8,3
2	0,083	8,3	16,7	9,1
3	0,083	8,3	25,0	10,0
4	0,083	8,3	33,3	11,1
5	0,083	8,3	41,7	12,5
6	0,083	8,3	50,0	14,3
7	0,083	8,3	58,3	16,7
8	0,083	8,3	66,7	20,0
9	0,083	8,3	75,0	25,0
10	0,083	8,3	83,3	33,3
11	0,083	8,3	91,7	50,0
12	0,083	8,3	100,0	100,0
Σ_{1-12}	1,000	100,0		

L_n : Größe der Flugdauerklasse n

B_n : % der gelandeten Tiere, bezogen auf die Gesamtzahl der Tiere

p_n : Landewahrscheinlichkeit im jeweiligen Zwölftel, bezogen auf noch fliegende Tiere

Bezieht man die Landewahrscheinlichkeit nicht auf die Gesamtzahl der gestarteten, sondern auf die zum Zeitpunkt n noch fliegenden Tiere, erhält man

$$(23) \quad p_n = L_n / (100 - B_{n-1}),$$

wobei n in diesem Fall zwischen 2 und 12 liegt (für $n = 1$ ergibt sich $p_1 = L_1$). Dies ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein zum Zeitpunkt n noch fliegendes Tier innerhalb der nächsten Zeiteinheit landet (Tab. 9; Abb. 35 a: p). Sie gibt sozusagen den "Blickwinkel" des Falters wieder.

E.5.3. Gleichverteilung über eine Fläche

Im Freiland verteilen sich die Falter allerdings nicht über eine Strecke, sondern über eine Fläche. Von den im vorigen Abschnitt getroffenen Aussagen berührt das primär die Landewahrscheinlichkeit L , die nicht mehr konstant ist.

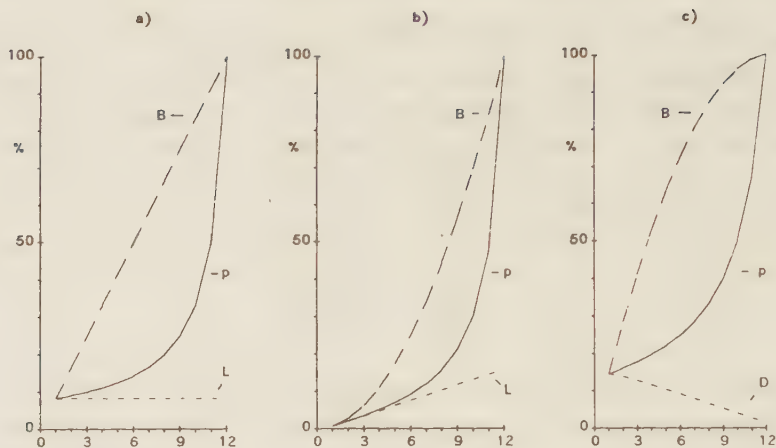


Abb. 35 Gleichmäßige Verbreitung unter optimaler Windausnutzung

L: Landewahrscheinlichkeit im jeweiligen Zeitabschnitt,
D: Schwenkwahrscheinlichkeit im jeweiligen Zeitabschnitt,
B: % der zum jeweiligen Zeitpunkt bereits gelandeten (bzw. geschwenkten)
Tiere, bezogen auf die Gesamtzahl der gestarteten Tiere,
p: % der im jeweiligen Zeitabschnitt landenden (bzw. schwenkenden)
Tiere, bezogen auf noch fliegende (bzw. auf noch fliegende und
noch nicht geschwenkte) Tiere.

Abzissen: rel. Zeiteinheiten, mit 12 = max. Flugdauer

- a) gleichmäßige Verbreitung über eine Strecke;
- b) gleichmäßige Verbreitung über eine Fläche;
- c) Schwenken von Gegenwindausrichtung zu 90°-Querausrichtung

Die Form der Fläche, über die sich die Tiere ausbreiten, also etwa aktiv über eine Kreisfläche oder unter Windausnutzung über eine Dreiecksfläche, spielt für die Landewahrscheinlichkeit keine Rolle, da sich diese Flächen lediglich um einen konstanten Faktor unterscheiden. Dies soll an zwei Beispielen demonstriert werden. Verwendet werden die relativen Falter- und Windgeschwindigkeiten aus E.3.3., also $v_w = 4 \times v_f$. Der Radius r_{max} der kreisförmigen Fläche F_a wird in 12 gleichbreite Teile, die Fläche also in 12 gleichbreite Ringe zerlegt. Die Höhe $4r_{max}$ des gleichschenkligen Dreiecks F_w wird ebenfalls in 12 gleichbreite Teile, das Dreieck damit in 12 gleichhohe Trapeze aufgeteilt.

Tab. 10: Gleichverteilung über eine Fläche

a: Kreisfläche F_a , unterteilt in 12 gleichbreite Ringe
 b: Dreieck F_b , unterteilt in 12 gleichhohe Trapeze

	Fläche a [rmax ²]	Fläche b [rmax ²]	L_n	B_n	p_n
1	0,022	0,028	0,7	0,7	0,7
2	0,065	0,083	2,1	2,8	2,1
3	0,109	0,139	3,5	6,2	3,6
4	0,153	0,194	4,9	11,1	5,2
5	0,196	0,250	6,3	17,4	7,0
6	0,240	0,306	7,6	25,0	9,2
7	0,284	0,361	9,0	34,0	12,0
8	0,327	0,417	10,4	44,4	15,8
9	0,371	0,472	11,8	56,3	21,3
10	0,415	0,528	13,2	69,4	30,2
11	0,458	0,583	14,6	84,0	47,7
12	0,502	0,639	16,0	100,0	100,0
Σ_{1-12}	3,142	4,000	100,0		

L_n : Größe der Flugdauerklasse n

B_n : % der gelandeten Tiere, bezogen auf die Gesamtzahl der Tiere

p_n : Landew'keit im jeweiligen Zwölftel, bezogen auf noch fliegende Tiere

In Tabelle 10 finden sich die Zahlenwerte für die so erhaltenen Teilflächen. Die Landewahrscheinlichkeit L , also das Verhältnis der Teilflächen zur Gesamtfläche, ist nicht mehr konstant, sondern direkt proportional zur Flugdauer t_n (in 12teln von t)

$$(24) \quad L = f(t) = a \times t_n \quad (n = 1 \dots 12),$$

wobei a ein von den aktuellen Zahlenwerten abhängiger Proportionalitätsfaktor ist. Damit sind auch die einzelnen Flugdauerklassen nunmehr unterschiedlich stark besetzt (Abb. 35 b: L).

Analog wie oben wird durch Aufsummieren von L_n über n Zeiteinheiten der Anteil bereits gelandeter Tiere B_n bestimmt (Tab. 10; s. E.5.2., Gl. 22). Hier ist die Hälfte der Tiere erst nach etwa 8% Zeiteinheiten gelandet, also deutlich später als im vorigen Abschnitt. Diese durchschnittlich längere Flugdauer ist, wie oben bereits konstatiert, unabhängig von der Art und Weise der Ausbreitung, sei diese nun aktiv oder überwiegend passiv (Abb. 35 b: B).

Die Werte p_n für die Landewahrscheinlichkeit, bezogen auf noch fliegende Tiere, liegen jetzt generell unter den Zahlen aus dem vorigen Abschnitt (Tab. 10). Sie beginnen nunmehr bei 0 und nehmen anfangs deutlich langsamer zu. Erst nach etwa 2/3 der maximalen Flugzeit holen sie die vorigen p-Werte in etwa ein (Abb. 35 b: p).

Dies ist die Kategorie von Werten, die in einem internen Speicher desalters einprogrammiert sein müßten, um das Ziel der gleichmäßigen Verteilung über eine Fläche zu erreichen - falls Insekten nicht in der Lage sind, Differentialgleichungen zu lösen. Tatsächlich wäre eine interne Wertetabelle, die zeitabhängig abgefragt wird, völlig ausreichend. Wo diese liegt und wie sie abgerufen werden kann, muß vorerst völlig offen bleiben. Phänomene dieser Art sind durchaus bekannt (vergl. KREBS & DAVIES 1986).

E.5.4. Schwenken

Um sich über die unter Windausnutzung erreichbare Dreiecksfläche F_w zu verteilen, müssen die Tiere zu irgendeinem Zeitpunkt aus der Gegenwindrichtung ausbrechen und sich quer zum Wind bewegen. Das Zeitverhalten dieses bislang theoretischen Verhaltenselements "Schwenken von Gegenwindausrichtung zu 90°-Querausrichtung" läßt sich aus der Theorie berechnen.

Diese Verhaltenskomponente wird hierbei anfangs getrennt nach Flugdauerklassen (FDK) betrachtet. Innerhalb jeder FDK sind die Zusammenhänge einfach. Nach der im vorigen Abschnitt geschilderten Methode ist es prinzipiell möglich, die Flugzeit soweit aufzuteilen, daß sich die aus der erreichbaren Fläche entstehenden Ringe und Trapeze zu bloßen Kreislinien bzw. Strecken reduzieren. Die Bedingungen für die gleichmäßige Verteilung über eine Strecke sind bereits im Abschnitt E.5.2. dargestellt worden.

Es gelten die Gleichungen aus den vorigen beiden Abschnitten. Die Gesamtflugzeit t wird wiederum in 12 Teile zerlegt. Die so erhaltenen Teilflächen werden als schmal genug betrachtet, um einer Strecke ähnlich zu sein (dies trifft streng genommen nicht

zu, sollte aber für diese Überlegungen ausreichen).

Zuerst ist die Größe der Schwenkwahrscheinlichkeit D_n pro Zeitabschnitt zu bestimmen. Die Größen der FDK sind aus Tab. 10 entnommen ($L_n = \Sigma_{i=1}^{12}$). Für jede FDK schwenken (nach Gl. 21) die ihr zugehörigen Tiere gleichmäßig über alle Flugzeitabschnitte verteilt. Die zu einem gegebenen Zeitabschnitt schwenkenden Tiere aus allen FDK werden aufsummiert, womit D_n für diesen Zeitabschnitt bestimmt ist. Am anschaulichsten läßt sich der Rechengang in einer weiteren Tabelle darstellen (Tab. 11).

Tab. 11: Schwenkwahrscheinlichkeit

Flugdauer	Flugdauerklassen 1-12												D_n	B_n	p_n
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12			
1	0,7	1,0	1,2	1,2	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	14,5	14,5	14,5
2		1,0	1,2	1,2	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	13,8	28,3	16,2
3			1,2	1,2	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	12,8	41,1	17,8
4				1,2	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	11,6	52,7	19,7
5					1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	10,4	63,1	22,0
6						1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	9,2	72,3	24,8
7							1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	7,9	80,2	28,4
8								1,3	1,3	1,3	1,3	1,3	6,6	86,7	33,2
9									1,3	1,3	1,3	1,3	5,3	92,0	39,9
10										1,3	1,3	1,3	4,0	96,0	49,9
11											1,3	1,3	2,7	98,7	66,6
12												1,3	1,3	100,0	100,0
$\Sigma_{i=1}^{12}$	0,7	2,1	3,5	4,9	6,3	7,6	9,0	10,4	11,8	13,2	14,6	16,0			

D_n : Schwenkwahrscheinlichkeit im Zeitabschnitt n (= Σ über FDK 1-12)

B_n : % der Tiere, die bereits geschwenkt haben, bezogen auf die Gesamtzahl der Tiere

p_n : Schwenkw'keit in jeweiligen Zwölftel, bezogen auf noch nicht geschwenkte Tiere

$\Sigma_{i=1}^{12}$: Größe der Flugdauerklassen 1 bis 12, in % aller Tiere

Die Schwenkwahrscheinlichkeit D_n , bezogen auf die Gesamtheit der Tiere, ist also in jedem Zeitabschnitt n gegeben durch die Summe der Tiere, die in einer beliebigen FDK in dieser Zeit schwenken, summiert über alle FDK. Sie beginnt auf einem relativ hohen Niveau und nimmt bis zum Ende der (Gesamt-)Flugzeit kontinuierlich ab (Abb. 35 c: D). Sie verhält sich damit gegenläufig zur Landewahrscheinlichkeit L aus dem vorigen Abschnitt.

Wiederum durch Aufsummieren von D_n ergibt sich der Anteil B_n derjenigen Tiere, die zum Zeitpunkt n bereits aus der Gegenwindrichtung ausgeschwenkt sind (Abb. 35 c: B). Die 50%-Marke wird bereits nach weniger als 4 Zeiteinheiten, also nach noch nicht einmal der Hälfte der zu erwartenden durchschnittlichen Flugdauer erreicht.

Gleichfalls wie in den vorigen Abschnitten wird die Wahrscheinlichkeit p_n , in der nächsten Zeiteinheit zu schwenken, für ein Tier berechnet, das noch fliegt, aber noch nicht geschwenkt hat (Abb. 35 c: p). Sie beginnt natürlich, gegeben durch die Schwenkwahrscheinlichkeit D , bei vergleichsweise hohen Werten, steigt dann aber merklich langsamer als die Landewahrscheinlichkeit p im vorigen Abschnitt. Damit erreicht sie das 50%-Niveau auch nur etwa einen Zeitabschnitt früher.

Auch diese Werteliste müßte in irgendeiner Form abrufbar im Tier bereitliegen.

Die Schwenkwahrscheinlichkeit wird hier nur summarisch betrachtet. Tatsächlich muß der Falter zusätzlich noch "entscheiden", ob er nach links oder rechts schwenken soll, da die Verteilung über die Fläche F_w von der Höhe des Dreiecks aus, also aus der Mitte erfolgt. Bei realen Windverhältnissen (s. E.3.4.) könnte die Verteilung auf die "nach links schwenkende" und die "nach rechts schwenkende" Untergruppe von einer 50:50-Verteilung abweichen. Auf die Gesamt-Schwenkwahrscheinlichkeit, wie sie hier behandelt worden ist, dürfte dies aber keinen Einfluß haben.

E.5.5. Interner Zeitverlauf des Schwenkens

Die Berechnung der Zeitabhängigkeit des Elements "Schwenken" ging von einem innerhalb sehr kurzer Zeit stattfindenden, quasi punktförmigen Ereignis aus. Die Versuchsergebnisse lassen sich in dieser Weise interpretieren; allerdings reicht die Datenmenge nicht aus, um einige andere Vorstellungen zu diesem Verhaltens-element auszuschließen. Z.B. könnte der Vorgang des Schwenkens insgesamt einen deutlich größeren Anteil der Gesamtflugzeit beanspruchen. Wünschenswert wären daher Daten von sehr langen Flügen

(um 12 Stunden); diese liegen z.Z. noch nicht vor.

Gleichfalls noch nicht erwiesen ist ein eventueller Zusammenhang zwischen der Größe des Abweichungswinkels α und der Schubstärke. Hier handelt es sich noch um rein theoretische Werte, die aber in zukünftigen Experimenten nachprüfbar sind.

E.6. Literaturdaten: frei fliegende Tiere

Die direkte Dokumentation des Verhaltens wandernder Falter ist nur sehr begrenzt möglich (s. A.1.1.). Die bislang eingesetzten Techniken reichen von der visuellen Beobachtung im Taschenlampenlicht über Infrarotdetektoren bis zum Einsatz von Radargeräten (RILEY et al. 1983). Selbst mit den technisch aufwendigsten Verfahren ist es aber noch nicht möglich gewesen, wesentlich mehr als die Startphase der Migrationsflüge zu erfassen. Neuerdings ist der Versuch unternommen worden, die Herkunft der Elterntiere eines Outbreaks rechnerisch zu ermitteln. Man berechnet dazu den Eiablagetermin und zieht die meteorologischen Daten einiger Nächte vor diesem Datum zu Rate (TUCKER et al. 1982).

Nach den Ergebnissen dieses "Backtrackings" stammen Outbreaks offenbar in der Regel von Tieren ab, die ihrerseits aus Outbreaks abgewandert waren (vergl. A.1.1.). Dabei stützt man sich auf Messungen der Windgeschwindigkeiten und -richtungen in den Nächten vor dem berechneten Eiablagetermin des jeweils aktuellen Outbreaks. Verfolgt man die Elterntiere auf diese Weise einige (wenige) Nächte zurück, gelangt man meist in Gebiete, in denen zur fraglichen Zeit größere Mengen Falter aus den Vorgänger-Outbreaks geschlüpft waren (TUCKER et al. l.c., HAGGIS 1986). Für diese Berechnungen wird unausgesprochen angenommen, praktisch die gesamte Transportleistung sei dem Wind zuzuschreiben.

Radaruntersuchungen vermögen nicht nur den Tieren bis in beträchtliche Entfernungen zu folgen, sondern sie können auch bestimmte Teile des Verhaltens registrieren und damit direkte Hinweise auf die Gültigkeit der theoretischen Voraussagen geben. Sogar auf größere Distanz ermöglichen sie die Identifizierung ver-

schiedener Insektenarten anhand der Flügelschlagfrequenz (FARMERY 1982). Sind zahlreiche Tiere in gleichartiger räumlicher Ausrichtung vorhanden (wie es hier zu erwarten ist), besteht die Möglichkeit, die Raumorientierung des "Durchschnittstieres" zu ermitteln (RILEY & REYNOLDS 1986). Am meisten versprechen jedoch Methoden, die es gestatten, die Ausrichtung einzelner Tiere zu ermitteln. Dies ist bei senkrecht nach oben gerichtetem Radarstrahl im Prinzip möglich.

Solche Versuche sind von RILEY und anderen vor einigen Jahren durchgeführt worden. Die Interpretation der Messungen wird vor allem durch zwei Faktoren erschwert. Zum einen ist die Vorn-Hinten-Polarität der Körperlängsachse eines Zielobjekts bislang nicht eindeutig erkennbar. Es ist also z.B. nicht ohne weiteres zu unterscheiden, ob ein Tier gegen den Wind oder mit dem Wind ausgerichtet ist; beide Fälle wurden publiziert (RILEY 1975, RILEY et al. l.c.). Zum andern ist es meistens nicht möglich, die Eigenbewegung des Tieres von der Windbewegung zu trennen. Dies wird auch von den Autoren insofern anerkannt, als sie einerseits fliegende Insekten als passive Partikel betrachten, mit deren Hilfe sich kleinräumige Windphänomene beobachten lassen (PEDGLEY et al. 1982) und andererseits Eigenbewegungen von Insekten dadurch berechnen, daß sie eine durchschnittliche Windgeschwindigkeit von den radargemessenen Geschwindigkeiten subtrahieren (RILEY & REYNOLDS l.c.).

Offenbar sind die Tiere im größeren Teil der Wanderschwärme gleichartig ausgerichtet (RILEY & REYNOLDS l.c.). Die Autoren diskutieren verschiedene Möglichkeiten, wie diese Ausrichtung zustande kommen könnte, darunter auch die der gegenseitigen visuellen Beobachtung der Tiere und der Orientierung am Bodenmuster. Die letztere Möglichkeit wird von ihnen für wenig wahrscheinlich gehalten; sie sei ein Faktor, der vielleicht ausreiche, eine Rückwärtsverdriftung zu verhindern, nicht jedoch, eine gleichartige Ausrichtung der Tiere zu ermöglichen. - Die grundsätzliche Ablehnung der Möglichkeit einer Rückwärtsverdriftung stützt sich nicht auf empirische Befunde. Vielmehr scheint sie auf der unausgesprochenen Vermutung zu beruhen, es wäre eine unsinnige Energieverschwendung, gegen den Wind zu fliegen (vergl. aber E.4.). - Die gruppenweise einheitliche Ausrichtung kann von Höhenschicht

zu Höhenschicht wechseln. Die Ausrichtungen der Tiere können unimodal oder multimodal sein (vergl. SCHMIDT-KÖNIG 1975).

Nach der in den Abschnitten E.1. bis E.5. vorgestellten Theorie sollten zu Beginn der Wanderung fast alle Tiere gegen den Wind ausgerichtet sein - und sich rückwärts verdriften lassen -, danach mehr und mehr Falter aus dieser Richtung in die Querrichtungen schwenken und sich gegen Morgen fast sämtliche noch fliegenden Tiere quer zum Wind bewegen. Es sind Daten publiziert worden, die sich mit diesem Modell durchaus vereinbaren lassen (RILEY et al. 1983, RILEY & REYNOLDS l.c.); die Autoren interpretieren derartige Abweichungen von der Gegenwindrichtung allerdings entweder im Zusammenhang mit zu geringen Windgeschwindigkeiten oder als Orientierung an Landmarken.

Es ist wünschenswert, die Rohdaten einer erneuten Auswertung zu unterziehen. Besonders wäre darauf zu achten, die Ambiguität solcher Daten bezüglich der Körperlängsachsen-Polarität ausreichend in Rechnung zu stellen. Anhand der gewichteten und nach verschiedenen Kriterien zusammengefaßten, publizierten Werte ist die Theorie bisher nicht eindeutig zu stützen; allerdings wird sie auch nicht widerlegt.

E.7. Übergeordnete Faktoren

Die in den Abschnitten E.2. bis 5. entwickelte Theorie bezieht sich ausschließlich auf ein "Standardprogramm", das - von allen Tieren in gleicher Weise ausgeführt - zu einem standardmäßigen, "vernünftigen" Ergebnis führt. Es berücksichtigt nur den Einfluß eines Sinnessystems, wenn auch des in diesem Zusammenhang wichtigsten. Überraschenderweise fordert das Modell keine grundlegenden Neuerwerbungen im Verhaltensrepertoire des Tieres. - Der "Zweck" dieses Standardsystem liegt vom Standpunkt der Population aus "nur" darin, eine in Raum und Zeit nicht vorhersagbare Ressource (Gras) mit größtmöglicher Sicherheit zu finden. Es ist dabei durchaus offen für Abwandlungen, die sich zwar aus den jeweils aktuellen Gegebenheiten ableiten, aber eben nicht vorausberechnen lassen. In diesem Sinn sollte es sich möglicherweise auch auf andere, fliegend wandernde Insekten übertragen lassen.

Wäre die gesamte, von den Tieren erreichbare Fläche gleich gut (bzw. schlecht) als Lebensraum für die nächste Generation geeignet, wäre das Standardprogramm tatsächlich zugleich als Optimalprogramm zu betrachten und benötigte keinerlei Abwandlung. Solche Bedingungen herrschen wahrscheinlich fast ganzjährig in den Mündungsgebieten der größeren Flüsse Ostafrikas, etwa im Tana- oder im Galana-Delta (s. A.1.1.). Dort sind das ganze Jahr über einzelne Tiere nachzuweisen. Aus solchen "low density"-Populationen entwickeln sich offenbar zu Beginn der Regenzeit die ersten Massenvermehrungen (ROSE 1979 a). Überall sonst sind die Lebensbedingungen jedoch stark von der Jahreszeit abhängig, und es sind in der Tat zahlreiche Abweichungen zu erwarten. Gerade weil in sie nicht nur grundlegende Verhaltensweisen der Tiere einehen, sondern auch alle hierarchisch höheren Elemente (bezogen sowohl auf die Tiere als auch auf das Ökosystem insgesamt), sind Freilanddaten problematisch und schwierig zu interpretieren.

Die wichtigste Abweichung ergibt sich aus der im größten Teil des Lebensraums von *S. exempta* sehr ungleichmäßigen Verteilung der Regenfälle, besonders zu Beginn der Regenzeit. Geraten wandernde Falter in eine Regenzone, beenden sie ihren Flug (TUCKER 1983, 1984 a, TUCKER & PEDGLEY 1983). Dabei gehen sie offenbar rascher zu Boden, als die Regentropfen fallen; sie werden also nicht etwa "ausgewaschen", sondern landen aktiv. Dieses Verhalten ist in hohem Maße adaptiv. Die zwischen der Eiablage und dem Schlupf der Eilarven verstreichende Zeit ist nämlich etwa ebenso lang wie die Zeit zwischen einem kräftigen Regen und dem oberirdischen Erscheinen der ersten Graskeimlinge (eigene Beob.; s. B.1.). Gleichzeitig ergibt sich jedoch aus diesem Verhalten, daß bei nur kleinräumigen Regenfällen die Tiere wieder konzentriert werden, so daß sich die Raupengeneration mit einiger Wahrscheinlichkeit wiederum als Outbreak manifestieren wird. Immerhin dürfte das neu erreichte Areal den Vorteil haben, noch virusfrei zu sein und damit wenigstens einer Generation Lebensraum zu bieten.

Ein weiterer Konzentrierungsfaktor sind Windkonvergenzen, die, etwa hinter Bergrücken, stationäre Wirbel ausbilden (RAINEY 1979, BLAIR 1980). Dieser Typ von Windbewegungen wurde oben (E.3.4.) nicht gesondert diskutiert, da auch er nur zu einer

Verkleinerung der erreichbaren Fläche führt. Überschreitet die Windgeschwindigkeit bestimmte Werte, können die Tiere einen solchen Wirbel offenbar nicht mehr verlassen. Die Bedeutung dieses Phänomens ist insofern schwierig zu beurteilen, als unter solchen Bedingungen auch oft Regen fällt. Es ist also im Nachhinein nicht zu unterscheiden, ob die Elterntiere eines an einer Bergflanke gelegenen Outbreaks durch Windwirbel gezwungen oder durch Regen veranlaßt wurden, dort zu landen.

Das globale "Ziel" einer Migration ist das Finden neuer Habitats, nicht die Rückkehr zu den alten (TAYLOR 1986). Dies wirft Probleme für das Verständnis der genetischen Konstitution wandernder Tiere auf, solange als Angriffspunkt für die Selektion die "Art" angesehen wird. In diesem Fall wäre es schwer zu verstehen, warum ein u.U. hoher Prozentsatz einer Population sich auf eine lange Wanderung über mehrere Generationen machen sollte, wenn am Ende nicht ein signifikanter Teil der Wandertiere sein genetisches Material wieder in die Ausgangspopulation einbringen kann. Vielmehr sollte die Selektion in diesem Fall alle "Wandergene" rasch verschwinden lassen.

Eine genetische Aufteilung in "Wanderer" und "Nichtwanderer" führt nur dann nicht zu einer raschen Aufspaltung der "Art" in zwei neue "Arten", wenn sich Gene beider Gruppen in kurzen Abständen wieder mischen. Auf der Annahme, ein hoher Prozentsatz der Nachkommen abgewandelter Falter mische sich z.B. am Ende der Regenzeit mit den Nachkommen der sesshaften Falter, beruht auch das Modell der "zyklischen Selektion" (PARKER & GATEHOUSE 1985 b). Bei elektrophoretischen Untersuchungen wurde eine ungewöhnliche Einheitlichkeit in der Isoenzymausstattung verschiedener Populationen von *S. exempta* festgestellt (DEN BOER 1978), was jedenfalls für eine gute Durchmischung des genetischen Materials spricht.

Da die Selektion nur am Individuum angreift, kann man die zuletzt genannten Ergebnisse jedoch auch so interpretieren, daß eine auf alle Populationen in gleicher Weise wirkende Selektion eine einheitliche (wenn auch möglicherweise komplexe) Genausstattung stabilisiert. Dies wird im folgenden (theoretisch) begründet.

Eine Population (eines beliebigen Wanderfalters oder einer sonstigen Tierart) lebe in einem Gebiet, in dem eine Anzahl unterschiedlicher Biotope erreichbar sind, die zyklisch oder unvorhersagbar schwankende Entwicklungsmöglichkeiten bieten. Sofern die Kosten für das Aufsuchen eines neuen Biotops und für das Verbleiben im alten längere Zeit im Durchschnitt konstant bleiben, sollte es ein optimales Verhältnis von "Bleiben" zu "Suchen" geben, das zu einem mehr oder weniger stabilen Zustand führt. Dieses optimale Verhältnis wäre im Zustand des Gleichgewichts in jedem Tier der Population verankert. Unter den gegebenen Umständen erzielt das Standardtier damit die maximal mögliche Anzahl Nachkommen. Im konkreten Einzelfall kann dieses Verhältnis von "Seßhaften" zu "Wanderern" durchaus modifikatorisch abgeändert werden.

Ein Teil einer Population gerate nun in Umweltbedingungen, die das Aufsuchen eines neuen Biotops unumgänglich machen. Diese Bedingungen wiederholen sich (wiederum nur für jeweils einen Teil der Population) über mehrere Generationen. Das wäre z.B. die Situation, in der sich diejenigen Tiere von *S. exempta* befinden, die einige Generationen hintereinander in Outbreaks aufwachsen. Dann mag das genetische Gleichgewicht dieser Tiere so gestört sein, daß die "Wanderer" ein deutliches Übergewicht erlangen. - Im Falle von *S. exempta* enden alle Ketten von Outbreaks spätestens am Beginn der Trockenzeit mit dem Tod anscheinend aller Wanderer. Für die Ausgangspopulationen ist dies jedoch völlig unerheblich. Für sie hat sich nichts geändert, da die durchschnittliche Anzahl der Nachkommen für das Standardtier konstant geblieben ist. Das genetische Material der Wanderer geht zwar verloren, da aber die Population schon zuvor im Gleichgewicht mit diesem Selektionsfaktor stand, führt dies nicht zu einer Veränderung in der genetischen Ausstattung des Standardtieres.

Damit bestätigt diese Überlegung die Annahme, Outbreaks seien - so eindrucksvoll und verheerend sie sich dem Betrachter darbieten mögen - bloße Randerscheinungen in der Biologie von *S. exempta* (ROSE 1979 a). Eine "zyklische Selektion" anzunehmen (PARKER & GATEHOUSE l.c.), ist nicht nötig. Vielmehr hat *S. exempta* vermutlich schon längst einen hohen Grad an (komplexer) genetischer Stabilität erreicht, der es jedem Tier erlaubt, den

Unwägbarkeiten des Lebensraums durch optimales Streuen des Risikos erfolgreich entgegenzuwirken.

E.8. Vergleich mit Wanderheuschrecken

Wanderheuschrecken, hier vor allem der Gattungen *Schistocerca* und *Locusta*, und dem Eulenfalter *Spodoptera exempta* ist eine teilweise erhebliche wirtschaftliche Bedeutung gemeinsam. Neuerdings werden einige Analogien in ihrer Lebensweise wieder stärker hervorgehoben (GUNN & GATEHOUSE [im Druck]). Von ihrer "biologischen Grundausstattung" her weisen sie jedoch tiefgreifende Unterschiede auf, von denen einige im folgenden gegenübergestellt werden sollen. Die für *S. exempta* getroffenen Aussagen gelten z.T. auch für andere Arten der Gattung; allerdings wandern nicht alle Arten. Zu den ausgesprochenen Wanderfaltern aus dem afrikanischen Raum gehört z.B. noch *S. exigua*, die wesentlich weiter nach Norden wandert und regelmäßig die Britischen Inseln erreicht.

E.8.1. Wanderheuschrecken

1. Wanderheuschrecken sind hemimetabol, die Larven fressen daher dieselben Futtersorten wie die Imagines. Die Imagines müssen also nicht nur für die eigene Ernährung ständig neue Gebiete erschließen, sondern ihre Eier in Gebieten ablegen, in denen voraussichtlich genügend Futter für die demnächst schlüpfenden Eilarven sein wird. Die Freßphase, also die Zeitspanne, in der das sich entwickelnde Tier starkes Wachstum zeigt, ist ausgedehnt. Außerdem gibt es keine Puppenphase, die der Vegetation zur Regenerierung zur Verfügung stehen könnte.

2. Wanderheuschrecken sind polyphag. Sie können eine Vielzahl unterschiedlicher Pflanzenarten nutzen. In Gegenden, in denen sie regelmäßig auftreten, könnten sie dadurch jedoch auch zu einem Selektionsfaktor werden, der zum gehäuften Auftreten resistenter Pflanzenarten führte.

3. Wanderheuschrecken sind relativ euryök. Sie sind insbesondere in der Lage, Wassermangel auszuhalten. Sie können zumin-

dest einige Tage überleben, wenn sie nur trockenes Pflanzenmaterial vorfinden.

4. Wanderheuschrecken sind (als Imagines) langlebig. Dies ermöglicht ihnen, einen potentiell sehr großen Raum nach geeigneten Biotopen abzusuchen. "Raum" ist hier zuerst geographisch zu verstehen. Das potentiell erreichbare Gebiet hängt direkt von der zur Verfügung stehenden Wanderzeit ab. Andererseits meint "Raum" auch die zeitliche Komponente. So ist es den Tieren möglich, an einem Ort längere Zeit auf Regen zu warten und gegebenenfalls auch zu prüfen, ob auf einen kurzen Schauer, der kaum den Boden anfeuchtet, noch ein ergiebiger Regen folgt, der zu einem üppigen Pflanzenwachstum führen wird.

5. Wanderheuschrecken sind gregär. Sie bilden schon im Larvenstadium Schwärme, die aktiv - über ein "Aggregationshormon" - zusammenhalten. Der Sinn eines gemeinsamen Vorgehens mag darin liegen, daß der Schwarm bei seiner relativ geordneten Vorwärtsbewegung stets geschlossen in Gebiete kommt, wo es noch frisches Pflanzenmaterial gibt und (da längere Zeit keine Artgenossen dort waren) wenig pathogene Mikroorganismen warten.

6. Wanderheuschrecken sind vergleichsweise große Tiere. Sie werden von Luft daher weniger gut getragen und haben - obwohl sie relativ gut zu segeln verstehen (BAKER & COOTER 1979) - ziemlich hohe Flugkosten. Sie müssen häufig und wiederholt Nahrung aufnehmen, um weiterfliegen zu können.

7. Viele Wanderheuschrecken sind tag- und nachtaktiv. Damit ist die Ausnutzung der Lebenszeit maximal. Selbst die nur tagaktiven Arten können die optischen Signale, die der Boden, die Pflanzendecke oder die Schwarmgenossen bieten, ungleich besser nutzen als nachtaktive Tiere.

8. Die innerartliche Kommunikation erfolgt bei Heuschrecken weitgehend physikalisch, nämlich optisch oder akustisch. Insbesondere finden sich die Geschlechter mittels akustischer Signale. Futter wird gewöhnlich ohne Hilfe der Flügel aufgesucht. Daher konnten Verschaltungsmuster aus diesen Funktionsbereichen nicht auf den Wanderflug übertragen werden.

E.8.2. *Spodoptera exempta*

1. *S. exempta* ist holometabol. Raupen und Falter nutzen völlig getrennte Futterreservoirre. Daher können sie einerseits ihre Ressourcen aggressiver nutzen, andererseits gerät die Population aber bereits in Bedrängnis, wenn nur eine der beiden Phasen an Grenzen stößt. Weil sich der Hauptfraß auf die fast ausgewachsene Raupe beschränkt, ist der Schaden an der Vegetation auf einen kurzen Zeitraum zusammengedrängt und damit etwa für horstbildende Gräser nicht lebensbedrohlich.

2. *S. exempta* ist oligophag. Die Raupen akzeptieren ausschließlich Gräser; allerdings ist dieses Futter ubiquitär, was den Spezialisierungsnachteil wieder einigermaßen ausgleicht. Da Gräser aber insgesamt gesehen eine zeitlich und räumlich schwer vorhersagbare Ressource darstellen, muß auf irgendeine Weise sichergestellt werden, daß zumindest einige Mitglieder der Population (bzw. der eigenen Nachkommen) zur "richtigen" Zeit am "richtigen" Ort sind (s. E.7.).

3. *S. exempta* ist eine vergleichsweise empfindliche Art. Weder Raupen noch Falter können Wassermangel wesentlich länger als einen Tag ungeschädigt überstehen. Die Möglichkeit zur Wasseraufnahme, etwa über saftiges Futter bei Raupen oder direkt z.B. als Tau bei Faltern, muß stets gegeben sein.

4. *S. exempta*-Falter sind recht kurzlebig. Die gesamte Ausbreitungs- und Reproduktionsphase dauert nicht länger als vier bis fünf Tage. Dies ist ein weiterer Grund, der zur Ausbildung eines rasch und zuverlässig funktionierenden Verhaltensrepertoires zwingt.

5. *S. exempta* zeigt in keinem Stadium gregäre Tendenzen. Ganz im Gegenteil versuchen sich die Tiere im "angestrebten Normalfall" mit wenigen Exemplaren pro Quadratkilometer, also in einer Dichte vergleichbar mit der anderer Falterarten, über die Fläche zu verteilen. Hohe Dichte, wie in einem Outbreak, wirkt offensichtlich als Streßfaktor, der bereits in der Raupe tiefgreifende physiologische Reaktionen auslöst. Diese führen zu einer Beschleunigung des Stoffwechsels und damit zu einer Verkür-

zung der Raupenzeit. Der vermehrte Ausbruch von Virusinfektionen ist ein zusätzliches Indiz, daß es sich bei Outbreaks tatsächlich um Streßsituationen handelt. Falter aus Outbreaks zeigen u.a. eine geänderte Zusammensetzung der Lipidfraktion und erweisen sich zu einem größeren Prozentsatz als Wanderformen. Deren Zweck ist es letztlich, den Zustand der geringen Dichte wieder herzustellen.

6. *S. exempta* ist ein relativ kleines und leichtes Tier. Damit sind die Falter geradezu prädestiniert, sich nach Art eines Ballons mit dem Wind über größere Entfernungen verdriften zu lassen. Der "Flug-Treibstoff" stammt zum überwiegenden Teil aus der Raupenphase; es muß also Wasser, sicher aber nicht "Treibstoff" nachgetankt werden.

7. *S. exempta* ist ausschließlich nachtaktiv. Deshalb kann der einzige in einigen hundert Metern Höhe über dem Erdboden noch einsetzbare Fernsinn, nämlich das optische System, nur noch ziemlich grobe Informationen aufnehmen. Es ist relativ unwahrscheinlich, daß sich die Tiere beim Wanderflug nach Artgenossen orientieren (können).

8. Die innerartliche Kommunikation erfolgt bei *S. exempta* überwiegend chemisch. Sowohl Männchen als auch Weibchen haben Pheromondrüsen, die zum Teil anlockend, zum Teil vielleicht auch abschreckend wirken. Da beide Geschlechter auch ihre Nahrung teils optisch, teils olfaktorisch aufsuchen, haben sie damit bereits einen Mechanismus, der sich zur Steuerung oder wenigstens Überwachung der Migrationsflüge abwandeln ließe (s. E.5.).

E.8.3. Bewertung

Bei Wanderheuschrecken und dem Euleifalter *S. exempta* ist der Auslöser für die Wanderflüge die unzureichende Qualität bzw. Quantität der Nahrungspflanzen. Bereits das "Ziel" dieser Migrationen ist aber unterschiedlich definiert: während es den Heuschrecken "nur" darauf ankommt, neue Futterstellen zu finden, versucht *S. exempta* darüber hinaus die Dichte der Population entscheidend zu verringern.

Die bedeutenden Unterschiede in der Biologie der beiden Insektengruppen und ihr großer phylogenetischer Abstand lassen vermuten, daß nur wenige Mechanismen, mit denen die Wanderflüge bewältigt werden, aus gleichartigen Wurzeln stammen. Daher lassen sich Modelle zur Erklärung einzelner Phänomene wahrscheinlich nur selten von einer der beiden Gruppen auf die andere übertragen.

F. Zusammenfassung

In dieser Arbeit sollten Verbindungen zwischen der Sehphysiologie des Eulenfalters *Spodoptera exempta* und seiner Lebensweise aufgezeigt werden. Dazu wurden vor allem Versuche durchgeführt, die Verhaltensreaktionen auf Farben und auf bewegte Muster qualitativ und z.T. auch quantitativ zu beschreiben gestatten. Einige weitere Untersuchungen galten der Morphologie des Auges, dem zeitlichen Auflösungsvermögen und dem Aktivitätsbeginn der Falter unter natürlichen Bedingungen.

1. Nach histologischen Untersuchungen gibt es zumindest im mittleren Augenbereich des Falters keine Zone mit höherer Auflösung (Fovea). Der mittlere Interommatidialwinkel beträgt $1,1^\circ$; der geometrische Öffnungswinkel des Ommatidiums im helladaptierten Zustand, gemessen an der Spitze des Rhabdoms, beträgt $2,7^\circ$. - Das zeitliche Auflösungsvermögen liegt bei mindestens 40 Hertz (bei 3,5 lux Reizlichtintensität [RLI]). Nach Vergleichsmessungen an einer schirmpigmentdefekten Mutante der nahe verwandten Art *S. littoralis* liegt die Verschmelzungsfrequenz bei 0,35 lux RLI noch oberhalb 50 Hertz. - Am Abend beginnen dunkel gehaltene Tiere einige Minuten früher, aktiv zu werden, als hell gehaltene (Freilandversuche), obwohl die Schirmpigmentstellung in den Augen bei beiden Gruppen gleich ist. Daraus wird auf einen internen Auslösemechanismus geschlossen, der die Aktivitätsphase "anschaltet" und der mit einer Helligkeitsmessung gekoppelt ist. Männchen werden einige Minuten vor den Weibchen aktiv. Dieses geschlechtsspezifische Merkmal muß eine andere Grundlage haben.

2. Frei bewegliche Falter konnten sich in einer großen (75 cm ϕ) Plexiglas-Halbkugel positiv phototaktisch zwei verschiedenen, monochromatischen Lichtern annähern. Aus den gefundenen Verteilungen ergeben sich "subjektive Gleichwertigkeitskurven" mit drei Maxima bei 350, 470 und 570 nm. Die Kurven - bezogen auf die beiden Referenzwellenlängen 435 und 535 nm - verlaufen nahezu parallel. Wellenlängen um 350 nm waren etwa 4 Größenordnungen attraktiver als solche um 470 nm, letztere wiederum nochmals um rund 2 Größenordnungen reizwirksamer als die um 570 nm. - Lichter, die längerwellig als etwa 615 nm waren, erwiesen sich als nicht attraktiv.

3. Die Eiablage wurde in einem Aufbau mit farbigen Papierstreifen untersucht (Labor- und Freilandversuche). Nach rechnerischer "Zerlegung" der Ablagesubstrate in "schmalbandig remittierende Streifen" ergeben sich spektrale Reizwirksamkeitskurven mit Maxima zwischen 500 und 540 nm und möglicherweise Nebenmaxima um 380 nm. Diese kommen elektrophysiologisch gewonnenen spektralen Empfindlichkeitskurven sehr nahe. Der Verlauf der Kurve läßt auf eine hohe Erfolgsrate der Tiere bei der Suche nach geeigneten Ablagesubstraten schließen. Die Tiere verhalten sich in diesem und im vorigen Versuch wie farbenblind, aber mit völlig unterschiedlichen Charakteristiken. Das läßt auf angepaßte Filter ("matched filters") schließen, die zwischen Rezeptoren und Verhaltensgeneratoren situationsgerecht eingesetzt werden. - Die Farbwahl wurde von einer Reihe von Nebeneffekten überlagert.

4. Fixiert fliegende Falter reagieren - unter open-loop-Bedingungen - nur kurz vor der Landung erkennbar auf Hell/Dunkel-Streifenmuster, die um ihre Gier-(Hoch-)Achse oder auf dem Boden unter ihnen bewegt werden. Unter closed-loop-Bedingungen dagegen sind ihre Reaktionen auf Bodenmuster klar und sehr regelmäßig: a) Sie stellen sich gegen einen (optisch simulierten) "Wind". b) Sie lassen sich durch den "Wind" rückwärts - Abdomen voran - verdriften, obwohl sie genügend Schub produzieren könnten, um "wind"aufwärts zu fliegen. c) Viele fallen nach einiger Zeit von der Gegenwindrichtung ab und können dabei zu einer 90°-Querausrichtung (relativ zum "Wind") gelangen. d) Die zur Einhaltung des "gewünschten" Winkels erforderliche "Wind"geschwindigkeit ist gering.

5. Aus diesen Resultaten und der allgemein anerkannten Ausbreitungstendenz von *S. exempta* werden modellmäßige Überlegungen entwickelt, die auch elementare Kostenrechnungen für den Energieaufwand berücksichtigen. Sie behandeln die von den Faltern erreichbare Fläche und die Möglichkeiten, den Wind als Transportmedium optimal zu nutzen. Unter der Annahme, daß die Tiere versuchten, sich primär gleichmäßig über die erreichbare Fläche zu verteilen, ergeben sich außerdem zahlenmäßige Voraussagen über die dazu notwendige Flugdauer und über die Flugzeitabhängigkeit einzelner Verhaltenselemente. Die Ergebnisse der theoretischen Erörterungen werden mit Literaturdaten über das Freilandverhalten verglichen. Die grundsätzlichen Probleme beim Übertragen von Migrationsmodellen von Wanderheuschrecken auf *S. exempta* und andere Wanderfalter - und vice versa - werden dargestellt.

G. Literatur

- AIDLEY, D.J.: Migratory capability of the African armyworm moth, *Spodoptera exempta*. *E. A. Agric. For. J.* 40, 202-203 (1974)
- BACKHAUS, W., MENZEL, R., KREISSL, S: Multidimensional scaling of color similarity in bees. *Biol. Cybern.* 56, 293-304 (1987)
- BAKER, A, COSENS, D.: Flicker-response enhancement in 'fast-eyed' insects. *J. Insect Physiol.* 29, 177-186 (1983)
- BAKER, G.L.: An outbreak of *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) in the highlands of Papua New Guinea. *Papua New Guinea Agric. J.* 29, 11-25 (1978)
- BAKER, P.S., COOTER, R.J.: The natural flight of the Migratory Locust, *Locusta migratoria* L. II. Gliding. *J. comp. Physiol. A* 131, 89-94 (1979)
- BAKER, R.R.: Integrated use of moon and magnetic compasses by the heart-and-dart moth, *Agrotis exclamationis*. *Anim. Behav.* 35, 94-101 (1987)
- BLAIR, B.W.: Identification of economically important *Spodoptera* larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *J. ent. Soc. South. Afr.* 37, 195-196 (1974)
- BLAIR, B.W., ROSE, D.J.W., LAW, A.B.: Synoptic weather associated with outbreaks of African Armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera, Noctuidae), in Zimbabwe during 1973 and 1976/77. *Zimbabwe J. agric. Res.* 18, 95-110 (1980)
- BOWDEN, J., MORRIS, M.G.: The influence of moonlight on catches of insects in light-traps in Africa. III. The effective radius of a mercury-vapour light-trap and the analysis of catches using effective radius. *Bull. ent. Res.* 65, 303-348 (1975)
- BROWN, E.S.: The African Army Worm *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae): a review of the literature. *Commonwealth Inst. Ent.*, London, 57 pp, 1962
- BROWN, E.S., BETTS, E., RAINEY, R.C.: Seasonal changes in distribution of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Wlk.) (Lep., Noctuidae), with special reference to Eastern Africa. *Bull. ent. Res.* 58, 661-728 (1969)
- BROWN, E.S., DEWHURST, C.F.: The genus *Spodoptera* (Lepidoptera, Noctuidae) in Africa and the Near East. *Bull. ent. Res.* 65, 221-262 (1975)
- BROWN, E.S., SWAINE, G.: Virus disease of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Wlk.). *Bull. ent. Res.* 56, 95-116, Taf. II (1965)
- BURKHARDT, D: On the vision of insects. *J. comp. Physiol.* 120, 33-50 (1977)

- CANNING, E.U., BARKER, R.J., PAGE, A.M., NICHOLAS, J.P.: Transmission of microsporidia, especially *Orthosoma operophtherae* (Canning, 1960) between generations of winter moth *Operophtera brumata* (L) (Lepidoptera: Geometridae). *Parasitology* 90, 11-19 (1985)
- CASEY, T.M.: Activity patterns, body temperature and thermal ecology in two desert caterpillars (Lepidoptera: Sphingidae). *Ecology* 57, 485-497 (1976)
- CHENG, K., COLLETT, T.S., WEHNER, R: Honeybees learn the colours of landmarks. *J. comp. Physiol. A* 159, 69-73 (1986)
- COOTER, R.J.: A device, and preliminary observations, for recording orientation responses of flying moths. pp. 103-109 in NACHTIGALL, W. (Hrsg.): BIONA-Report 1, Mainz etc. 1983
- COUVILLON, P.A., BITTERMAN, M.E.: Discrimination of color-odor compounds by honeybees: tests of a continuity model. *Anim. Learn. Behav.* 15, 218-227 (1987)
- DAUMER, K.: Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 38, 413-478 (1956)
- DAVID, C.T., KENNEDY, J.S.: The steering of zigzagging flight by male gypsy moths. *Naturwissenschaften* 74, 194-196 (1987)
- DAVIS, M.A.: Why are most insects short fliers? *Evol. Theory* 5, 103-111 (1980)
- DEN BOER, M.H.: Isoenzymes and migration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Lep., Noctuidae). *J. Zool., Lond.* 185, 539-553 (1978)
- DESERT LOCUST CONTROL ORGANIZATION FOR EASTERN AFRICA (ARMYWORM SECTION): The African Armyworm. Nairobi 1987
- DOUTHWAITE, R.J.: Some effects of weather and moonlight on catches of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), at Muguga, Kenya. *Bull. ent. Res.* 68, 533-542 (1978)
- DREISIG, H.: The importance of illumination level in the daily onset of flight activity in nocturnal insects. *Physiol. Ent.* 5, 327-342 (1980)
- FARMERY, M.J.: The effect of air temperature on wingbeat frequency of naturally flying armyworm moth (*Spodoptera exempta*). *Ent. exp. appl.* 32, 193-194 (1982)
- FOLKERS, E., SPATZ, H.-Ch.: Visual learning performance of *Drosophila melanogaster* is altered by neuropharmaca affecting phosphodiesterase activity and acetylcholine transmission. *J. Insect Physiol.* 30, 957-965 (1984)
- GATEHOUSE, A.G.: Migration and low population density in armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) life histories. *Insect Sci. Appl.* [im Druck] (1987)

- GATEHOUSE, A.G., HACKETT, D.S.: A technique for studying flight behaviour of tethered *Spodoptera exempta* moths. *Physiol. Ent.* 5, 215-222 (1980)
- GATEHOUSE, A.G., WOODROW, K.P.: Simultaneous monitoring of flight and oviposition of individual velvetbean caterpillar moths (by Wales, Barfield & Leppla, 1985): a critique. *Physiol. Ent.* 12, 117-121 (1987)
- GRUYS, P.: Growth in *Bupalus piniarius* (Lepidoptera: Geometridae) in relation to larval population density. *Agric. Res. Rep.* 742, 1-127 (1970)
- GUNN, A., GATEHOUSE, A.G.: Effects of the availability of food and water on reproduction in the African armyworm, *Spodoptera exempta*. *Physiol. Ent.* 10, 53-63 (1985)
- GUNN, A., GATEHOUSE, A.G.: The influence of larval phase on metabolic reserves, fecundity and lifespan of the African armyworm moth, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. ent. Res.* 77 [im Druck] (1987)
- HAGGIS, M.J.: Distribution of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), and the frequency of larval outbreaks in Africa and Arabia. *Bull. ent. Res.* 76, 151-170 (1986)
- HAMDORF, K.: The physiology of invertebrate visual pigments. pp. 145-224 in: AUTRUM, H. (Hrsg.): Handbook of sensory physiology. Vol. VII/6A. Berlin etc. 1979
- HARRAP, K.A., PAYNE, C.C., ROBERTSON, J.S.: The properties of three baculoviruses from closely related hosts. *Virology* 79, 14-31 (1977)
- HERNANDEZ DE SALOMON, C., SPATZ, H.-Ch.: Colour vision in *Drosophila melanogaster*: wavelength discrimination. *J. comp. Physiol. A* 150, 31-37 (1983)
- HERRMANN, J.: dtv-Atlas zur Astronomie. 2. Aufl. München 1974
- HOGG, D.B., GUTIERREZ, A.P.: A model of flight phenology of the beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in Central California. *Hilgardia* 48, 1-36 (1980)
- HORRIDGE, G.A.: The evolution of visual processing and the construction of seeing systems. *Proc. R. Soc. Lond. B* 230, 279-292 (1987)
- HORRIDGE, G.A., McLEAN, M., STANGE, G., LILLYWHITE, P.G.: diurnal moth superposition eye with high resolution *Phalaenoides tristifica* (Agaristidae). *Proc. R. Soc. Lond. B* 196, 233-250 (1977)
- KENNEDY, J.S.: Insect dispersal. pp. 103-119 in: PIMENTEL, D. (Hrsg.): Insect, science, and society. New York etc. 1975
- KENNEDY, J.S., BOOTH, C.O.: Host finding by aphids in the field. III. Visual attraction. *Ann. appl. Biol.* 49, 1-21 (1961)

- KENNEDY, J.S., THOMAS, A.A.G.: Behaviour of some low-flying aphids in wind. *Ann. appl. Biol.* 76, 143-159 (1974)
- KHASIMUDDIN, S.: Courtship and mating behaviour of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. ent. Res.* 68, 195-202 (1978)
- KIRSCHFELD, K., VOGT, K.: The contribution of different colour receptors to a motor output in the fly. *J. comp. Physiol.* A 157, 417-421 (1985)
- KOLB, G., SCHERER, C.: Experiments on wavelength specific behavior of *Pieris brassicae* L. during drumming and egg-laying. *J. comp. Physiol.* A 149, 325-332 (1982)
- KNOLL, F.: Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters von *Deilephila livornica*. *Z. vergl. Physiol.* 2, 329-380 (1925)
- KREBS, J.R., DAVIES, N.B. (Hrsg.): Behavioural ecology. An evolutionary approach. 2nd. ed. Oxford etc. 1986
- KRETZ, R.: A behavioural analysis of colour vision in the ant *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J. comp. Physiol.* A 131, 217-233 (1979)
- KRIEG, A.: Arthropodenviren. Stuttgart (1973)
- KUNZE, P.: Apposition and superposition eyes. pp. 441-502 in AUTRUM, H. (Hrsg.): Handbook of sensory physiology. Vol. VII/6A: Vision in invertebrates. Berlin etc. 1979
- LANGER, H., HAMANN, B., MEINECKE, C.C.: Tetrachromatic visual system in the moth *Spodoptera exempta* (Insecta: Noctuidae). *J. comp. Physiol.* A 129, 235-239 (1979)
- LANGER, H., ROSE, D.J.W.: A high density field population of mixed phases (solitaria and gregaria) of armyworm (*Spodoptera exempta*) caterpillars in Kenya. *Exp. Biol.* 45, 275-278 (1986)
- LAUGHLIN, S.B.: Neural principles in the visual system. pp. 133-280 in AUTRUM, H. (Hrsg.): Handbook of sensory physiology. Vol. VII/6B: Vision in invertebrates. Berlin etc. 1979
- LEHRER, M., WEHNER, R., SRINIVASAN, M.: Visual scanning behaviour in honeybees. *J. comp. Physiol.* A 157, 405-415 (1985)
- MAGNUS, D.: Beobachtungen zur Balz und Eiablage des Kaisermantels *Argynnis paphia* L. (Lep. Nymphalidae). *Z. Tierpsychol.* 7, 435-449 (1950)
- MAGNUS, D.: Experimentelle Untersuchungen zur Bionomie und Ethologie des Kaisermantels *Argynnis paphia* L. (Lep. Nymph.). *Z. Tierpsychol.* 15, 397-426 (1958)
- MANNING, A.: Animal learning: ethological approaches. pp. 147-158 in ROSENZWEIG, M.R., BENNETT, E.L. (Hrsg.): Neural mechanisms of learning and memory. Cambridge, Mass. 1976

- McINTYRE, P., CAENEY, S.: Graded-index optics are matched to optical geometry in the superposition eyes of scarab beetles. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 311, 237-269 (1985)
- MEINECKE, C.C.: The fine structure of the compound eye of the African Armyworm moth, *Spodoptera exempta* Walk. (Lepidoptera, Noctuidae). *Cell. Tiss. Res.* 216, 333-347 (1981)
- MEINECKE, C.C., LANGER, H.: Structural reactions to polarized light of microvilli in photoreceptor cells of the moth *Spodoptera*. *Cell. Tiss. Res.* 226, 225-229 (1982)
- MEINECKE, C.C., LANGER, H.: Localization of visual pigments within rhabdomes of the compound eye of *Spodoptera exempta* (Insecta, Noctuidae). *Cell Tiss. Res.* 238, 359-368 (1984)
- MENZEL, R., GREGGERS, U.: Natural phototaxis and its relationship to colour vision in honeybees. *J. comp. Physiol. A* 157, 311-321 (1985)
- MENZEL, R., LIEKE, E.: Antagonistic color effects in spatial vision of honeybees. *J. comp. Physiol. A* 151, 441-448 (1983)
- MERRETT, P.J.: Evidence of persistent populations of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), in east-central Tanzania. *Bull. ent. Res.* 76, 247-263 (1986)
- MURLIS, J., BETTANY, B.W., KELLEY, J., MARTIN, L.: The analysis of flight paths of male Egyptian cotton leafworm moths, *Spodoptera littoralis*, to a sex pheromone source in the field. *Physiol. Ent.* 7, 435-441 (1982)
- NUBOER, J.F.W.: A comparative view on colour vision. *Netherl. J. Zool.* 36, 344-380 (1986)
- NYIRENDA, G.K.C.: Persistent populations of males of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), in Malawi. *Bull. ent. Res.* 75, 405-415 (1985)
- ODINDO, M.O.: Comparative studies on the histopathology and symptomatology of a nuclear polyhedrosis of *Spodoptera exempta* (Walk.) (Noctuidae, Lepidoptera). *E. Afr. agric. For. J.* 42, 287-295 (1977)
- ODINDO, M.O.: Epizootiological observations on a nuclear polyhedrosis of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walk.). *Insect Sci. Appl.* 4, 291-298 (1983)
- OKU, T., KOBAYASHI, T.: Migratory behaviors and life-cycle of noctuid moths (Insecta, Lepidoptera) with notes on the recent status of migrant species in Northern Japan. *Bull. Tohoku Natl. agric. exp. Stn.* 58, 201-209 (1978)
- PARKER, W.E., GATEHOUSE, A.G.: The effect of larval rearing conditions on flight performance in females of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. ent. Res.* 75, 35-47 (1985 a)

- PARKER, W.E., GATEHOUSE, A.G.: Genetic factors controlling flight performance and migration in the African armyworm moth, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. ent. Res.* 75, 49-63 (1985 b)
- PEDGLEY, D.E., REYNOLDS, D.R., RILEY, J.R., TUCKER, M.R.: Flying insects reveal small-scale wind systems. *Weather* 37, 295-306 (1982)
- PERSSON, B.: Influence of light on flight activity of noctuids (Lepidoptera) in South Sweden. *Ent. scand.* 2, 215-232 (1971)
- PERSSON, B.: Longevity of noctuid moths in relation to certain day-time weather factors. *Oikos* 23, 394-400 (1972)
- PERSSON, B.: Diel distribution of oviposition in *Agrotis ipsilon* (Hufn.), *Agrotis munda* (Walk.), and *Heliothis armigera* (Hbn.), (Lep. Noctuidae), in relation to temperature and moonlight. *Ent. scand.* 5, 196-208 (1974)
- PERSSON, B.: Influence of weather and nocturnal illumination on the activity and abundance of populations of noctuids (Lepidoptera) in south coastal Queensland. *Bull. ent. Res.* 66, 33-63 (1976)
- PERSSON, B.: Population fluctuations of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), in outdoor cages in Kenya. *Bull. ent. Res.* 71, 289-297 (1981)
- PREISS, R., KRAMER, E. pp. 69 ff in PAYNE, T., BIRCH, M., KENNEDY, J.S. (Hrsg.): Mechanisms in insect olfaction. Oxford 1986 (a)
- PREISS, R., KRAMER, E.: Mechanism of pheromone orientation in flying moths. *Naturwissenschaften* 73, 555-557 (1986 b)
- PROKOPY, R.J., ECONOMOPOULOS, A.P., McFADDEN, M.W.: Attraction of wild and laboratory-cultured *Dacus oleae* flies to small rectangles of different hues, shades, and tints. *Ent. exp. appl.* 18, 141-152 (1975)
- RAINEY, R.C.: Dispersal and redistribution of some Orthoptera and Lepidoptera by flight. *Mitt. schweiz. Ent. Ges.* 52, 125-132 (1979)
- RAINEY, R.C.: Insect flight: new facts - and old fantasies? pp. 241-244 in GEWECKE, M., WENDLER, G. (Hrsg.): Insect locomotion. Berlin etc. 1985
- RAULSTON, J.R., PAIR, S.D., PEDRAZA MARTINEZ, F.A., WESTBROOK, J., SPARKS, A.N., SANCHEZ VALDEZ, V.M.: Ecological studies indicating the migration of *Heliothis zea*, *Spodoptera frugiperda*, and *Heliothis virescens* from Northeastern Mexico and Texas. pp. 204-220 in DANTHANARAYANA, W. (Hrsg.): Insect flight: dispersal and migration. Berlin etc. 1986
- RILEY, J.R.: Collective orientation in night-flying insects. *Nature* 253, 113-114 (1975)

- RILEY, J.R., REYNOLDS, D.R.: Orientation at night by high-flying insects. pp. 71-87 in DANTHANARAYANA, W. (Hrsg): Insect flight: dispersal and migration. Berlin etc. 1986
- RILEY, J.R., REYNOLDS, D.R., FARMERY, M.J.: Observations of the flight behaviour of the armyworm moth, *Spodoptera exempta*, at an emergence site using radar and infra-red optical techniques. *Ecol. Ent.* 8, 395-418 (1983)
- ROSE, D.J.W.: Field development and quality changes in successive generations of *Spodoptera exempta* Wlk., the African armyworm. *J. appl. Ecol.* 12, 727-739 (1975)
- ROSE, D.J.W.: The significance of low-density populations of the African armyworm *Spodoptera exempta* (Walk.). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 287, 393-402 (1979 a)
- ROSE, D.J.W.: p. 426 in GUNN, D.L., RAINEY, R.C.: Strategy and tactics of control of migrant pests. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 287, 245-488 (1979 b)
- ROSE, D.J.W., DEWHURST, C.F.: The African armyworm, *Spodoptera exempta* - congregation of moths in trees before flight. *Ent. exp. appl.* 26, 346-348 (1979)
- ROSE, D.J.W., PAGE, W.W., DEWHURST, C.F., RILEY, J.R., REYNOLDS, D.R., PEDGLEY, D.E., TUCKER, M.R.: Downwind migration of the African armyworm moth, *Spodoptera exempta*, studied by mark-and-capture and by radar. *Ecol. Ent.* 10, 299-313 (1985)
- SCHERER, C., KOLB, G.: The influence of color stimuli on visually controlled behavior in *Aglais urticae* L. and *Pararge aegeria* L. (Lepidoptera). *J. comp. Physiol. A* 161, 891-989 (1987)
- SCHLECHT, P.: Colour discrimination in dim light: an analysis of the photoreceptor arrangement in the moth *Deilephila*. *J. comp. Physiol. A* 129, 257-267 (1979)
- SCHMIDT-KOENIG, K.: Migration and homing in animals. Vol. 6 in FARNER, D.S. et al. (Hrsg.): Zoophysiology and ecology. Berlin etc. 1975
- SOTTHIBANDHU, S., BAKER, R.R.: Celestial orientation by the Large Yellow Underwing moth, *Noctua pronuba* L. *Anim. Behav.* 27, 786-800 (1979)
- SRINIVASAN, M., LEHRER, M.: Temporal acuity of honeybee vision: behavioural studies using moving stimuli. *J. comp. Physiol. A* 155, 297-312 (1984)
- STINNER, R.E., SAKS, M., DOHSE, L.: Modeling of agricultural pest displacement. pp. 235-241 in DANTHANARAYANA, W. (Hrsg): Insect flight: dispersal and migration. Berlin etc. 1986
- TAYLOR, L.R.: The four kinds of migration. pp. 265-280 in DANTHANARAYANA, W. (Hrsg): Insect flight: dispersal and migration. Berlin etc. 1986
- TINBERGEN, J., ABELN, R.G.: Spectral sensitivity of the landing blowfly. *J. comp. Physiol. A* 150, 319-328 (1983)

- TROPICAL DEVELOPMENT AND RESEARCH INSTITUTE (ODA): Poster "Life cycle of the African Armyworm, *Spodoptera exempta*". (in verschiedenen Sprachen.) London 1987
- TUCKER, M.R.: Light-trap catches of African armyworm moths, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), in relation to rain and wind. *Bull. ent. Res.* 73, 315-319 (1983)
- TUCKER, M.R.: Forecasting the severity of armyworm seasons in East Africa from early season rainfall. *Insect Sci. Appl.* 5, 51-55 (1984 b)
- TUCKER, M.R.: Possible sources of outbreaks of the armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), in East Africa at the beginning of the season. *Bull. ent. Res.* 74, 599-607 (1984 b)
- TUCKER, M.R., MWANDOTO, S., PEDGLEY, D.E.: Further evidence for windborne movement of armyworm moths, *Spodoptera exempta*, in East Africa. *Ecol. Ent.* 7, 463-473 (1982)
- TUCKER, M.R., PEDGLEY, D.E.: Rainfall and outbreaks of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. ent. Res.* 73, 195-199 (1983)
- VAISHAMPAYAN, S.M., WALDBAUER, G.P., KOGAN, M.: Visual and olfactory responses in orientation to plants by the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Ent. exp. appl.* 18, 412-422 (1975)
- WALOFF, Z.: Orientation of flying locusts, *Schistocerca gregaria* (Forsk.), in migrating swarms. *Bull. ent. Res.* 62, 1-72 (1972)
- WEBER, H., WEIDNER, H.: Grundriß der Insektenkunde. 5. Aufl. Stuttgart 1974
- WEHNER, R.: 'Matched' filters: neural models of the external world. *J. comp. Physiol. A* 161, 511-532 (1987)
- WOODROW, K.P., GATEHOUSE, A.G., DAVIES, D.A.: The effect of larval phase on flight performance of African armyworm moths, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. ent. Res.* 77, 113-122 (1987)

H. Dank

Ich danke

- Herrn Prof. Dr. H. Langer für die Überlassung des Themas und eines Arbeitsplatzes sowie für die hilfreiche und geduldige Betreuung,
- Herrn Dr. R. Preiss (Hamburg) für die Gelegenheit, seine Apparaturen in Seewiesen zu benutzen und für die Durchführung von Experimenten mit von mir (als Puppen) gelieferten Tieren,
- Herrn Prof. Dr. D. Schneider (MPIV Seewiesen) für die Möglichkeit, in seiner Gruppe zu arbeiten,
- dem Deutschen Akademischen Austauschdienst für die finanzielle Unterstützung eines viermonatigen Aufenthalts in Kenia,
- der Desert Locust Control Organization for Eastern Africa (DLCO-EA, Nairobi) und ihrem wissenschaftlichen Direktor, Herrn Dr. M.O.M. Nurein, für organisatorische Unterstützung,
- der Armyworm Unit der DLCO-EA, nämlich den Herren Dr. D. J. W. Rose, W. W. Page und C. F. Dewhurst, für wertvolle materielle und ideelle Hilfe während meines Kenia-Aufenthalts,
- Herrn Dr. U. Henning (Düsseldorf) für die Rezeptur des verwendeten Fixierungsgemischs,
- Frau Dr. F. Anton-Erxleben (Kiel) für die Überlassung von elektronenmikroskopischen Fotos der Kernpolyederviren,
- Frau M. Feistmann für die Anfertigung von Schnitten zur Auswertung der Versuchsreihe zum Aktivitätsbeginn der Falter,
- Herrn J. Matthies für die Konstruktion der Schaltuhr zur automatischen Auslösung der Kleinbildkamera,
- Frau I. Paas für die Anfertigung der fotografischen Abzüge für diese Arbeit,
- den Doktoranden der Arbeitsgruppe - in alphabetischer Reihenfolge: M. Pieper, B. Röhl und G. Schmeinck - für die gute Zusammenarbeit, Hilfe bei der Pflege der Tiere und die Durchsicht des Manuskripts.

I. Anhang: Tabellen und Schreiberkurven

Tab. A 1: Remissionswerte, in %

nm	V	H	B	G	Z	O	R	U	s	w	WeK	WeS
240	1,2	4,5	1,6	2,1	2,1	1,6	2,1	2,1	5,3	40,7	4,5	6,2
260	1,4	4,1	1,7	2,1	2,2	2,2	2,2	1,5	5,0	48,0	2,9	3,9
280	1,4	4,1	1,6	2,2	2,6	2,2	2,1	1,9	4,8	47,3	3,0	3,5
300	1,2	3,9	1,9	2,2	3,2	2,2	2,7	1,8	4,8	51,2	3,1	3,1
320	1,3	4,0	1,8	12,2	6,0	3,8	3,2	1,6	4,8	57,6	3,1	3,6
340	1,5	5,9	2,4	3,3	9,8	7,3	4,0	6,8	4,9	63,0	3,2	5,1
360	2,7	5,7	2,4	2,4	6,5	5,6	5,7	4,0	4,1	64,8	3,0	6,6
380	2,6	10,1	3,6	3,6	5,0	4,6	4,5	6,1	5,0	68,7	3,8	3,5
400	5,2	24,4	4,7	4,4	3,6	3,0	3,9	27,0	5,0	69,8	5,2	4,6
420	7,5	31,6	5,1	4,6	3,1	2,6	3,9	50,0	5,0	71,6	5,8	6,6
440	8,6	34,2	5,1	4,2	3,1	2,5	4,2	49,4	5,0	70,1	5,4	14,2
460	8,9	35,4	5,4	4,4	3,6	2,8	3,6	54,3	4,9	72,3	6,2	18,3
480	6,3	44,6	9,8	7,6	7,5	4,1	2,9	56,5	4,8	69,7	5,4	18,9
500	4,0	50,2	15,1	25,4	14,5	5,6	2,5	56,3	4,9	73,6	6,0	23,3
520	2,6	47,5	20,3	37,9	39,1	17,2	2,4	66,5	5,0	72,9	11,7	27,4
540	2,1	36,6	16,0	29,3	60,6	25,1	2,3	72,5	5,1	71,5	16,2	31,8
560	2,0	24,7	9,0	17,8	62,4	33,9	3,6	70,3	5,1	72,1	16,4	35,0
580	2,0	17,5	5,4	11,1	62,6	56,7	12,3	70,4	5,1	71,2	15,5	36,2
600	2,0	14,6	4,4	9,2	64,6	63,9	46,4	69,4	5,1	72,7	12,3	40,6
620	2,1	13,1	4,0	7,8	63,0	63,0	60,6	70,1	8,5	74,5	8,5	42,4
640	2,4	12,8	3,6	7,9	66,2	66,0	65,1	71,5	5,2	71,6	7,3	42,3
660	2,8	12,5	4,4	8,9	65,3	65,3	64,0	71,5	5,1	75,3	6,6	43,5
680	3,1	14,3	5,0	9,5	64,5	65,4	63,0	69,9	5,1	70,9	6,0	43,2
700	3,1	13,6	4,4	9,1	64,1	64,0	63,3	71,5	5,4	71,5	11,5	46,3
720	2,8	11,4	3,9	7,4	61,5	62,0	58,9	67,8	6,3	62,0	24,0	38,7
740	4,6	16,1	6,5	12,2	64,1	59,0	62,7	72,8	6,5	66,5	33,0	41,3

V bis R: Farbpapiere Violett bis Rot, U: Unterlage, s: schwarzer, w: weißer Untergrund, WeK: Weizenkeimling, WeS: Weizenstroh

In den folgenden Tabellen (Subjektive Helligkeit) ist

IV (rel., abs.): relatives bzw. absolutes Intensitätsverhältnis
(in Quanten),

S...: Sektor ...,

X: Mittelwert zwischen 21 und 3 Uhr (n = 12, mindestens 1
Versuchsdurchgang)

Tab. A 2: Subjektive Helligkeit 1

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 329 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
1	1,316	5,9	30,4	14,9	64,5
100	131,6	8,7	23,4	27,3	50,7
1000	1316	46,2	5,2	76,2	13,6

Tab. A 3: Subjektive Helligkeit 2

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 348 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
1	0,3	0	69,3	2,8	92,6
5000	1563	5,1	40,8	9,5	77,6
50000	15625	23,6	14,6	47,9	32,9
140000	43750	27,5	5,8	54,7	26,2
500000	2x10 ⁵	25,4	9,8	66,9	18,8

Tab. A 4: Subjektive Helligkeit 3

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 395 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,1	0,133	43,6	6,7	70,3	19,3
1	1,333	17,9	20,1	41,7	41,9
10	13,33	2,1	2,3	15,2	28,8

Tab. A 5: Subjektive Helligkeit 4

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 473 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,1	0,025	10,	30,0	19,3	59,0
1	0,25	16,4	31,5	31,8	54,7
10	2,5	42,4	4,9	77,2	11,2

Tab. A 6: Subjektive Helligkeit 5

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 488 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,1	0,017	11,2	35,4	23,8	62,8
1	0,173	27,5	18,9	55,9	33,2
10	1,727	44,8	4,4	76,3	13,9

Tab. A 7: Subjektive Helligkeit 6

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 514 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,01	0,001	5,4	33,1	17,4	61,7
0,1	0,011	15,4	26,4	32,2	54,3
1	0,11	45,6	6,1	73,7	14,9
10	1,105	53,4	6,0	78,8	16,4

Tab. A 8: Subjektive Helligkeit 7

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 535 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,001	9×10^{-5}	7,7	31,8	21,0	63,8
0,01	0,0009	3,9	40,1	13,0	73,5
1	0,0885	36,8	9,3	66,1	18,6
10	0,885	39,0	16,8	62,0	29,4

Tab. A 9: Subjektive Helligkeit 8

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 570 nm

IV rel.	IV abs.	S2 X	S6 X	S1-3 X	S5-7 X
0,001	8×10^{-5}	2,7	47,4	10,1	83,2
0,01	0,0008	3,7	37,7	17,3	64,2
0,1	0,0076	11,8	31,3	26,2	61,5
1	0,0763	30,9	16,9	54,0	32,7

Tab. A 10: Subjektive Helligkeit 9

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 604 nm

IV rel.	IV abs.	S2 X	S6 X	S1-3 X	S5-7 X
0,01	6×10^{-4}	4,2	52,5	13,7	78,5
0,1	0,006	12,8	38,9	24,1	56,9
1	0,06	47,9	7,0	80,0	10,9
10	0,599	67,1	3,1	92,1	3,6

Tab. A 11: Subjektive Helligkeit 10

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 649 nm

IV rel.	IV abs.	S2 X	S6 X	S1-3 X	S5-7 X
7×10^{-6}	$2,9 \times 10^{-7}$	6,8	26,9	21,7	55,6
10^{-5}	$4,2 \times 10^{-7}$	26,9	3,1	66,8	12,8
0,0001	$4,2 \times 10^{-6}$	32,5	6,3	65,8	16,5
0,001	$4,2 \times 10^{-5}$	20,2	11,0	46,1	30,5
0,01	0,000424	36,2	3,6	72,3	18,8

Tab. A 12: Subjektive Helligkeit 11

Referenzwellenlänge: 435 nm

Testwellenlänge: 678 nm

IV rel.	IV abs.	S2 X	S6 X	S1-3 X	S5-7 X
0,0001	4×10^{-6}	48,6	4,5	81,5	8,8
0,001	4×10^{-5}	50,3	1,1	90,0	3,1
0,01	4×10^{-4}	50,3	0,5	95,3	0,7
1	0,036	59,9	2,3	81,1	5,7

Tab. A 13: Subjektive Helligkeit 12

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 348 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,01	0,036	0,7	50,1	3,4	87,4
1	3,571	2,4	55,1	6,5	86,4
100	357,1	2,7	52,9	6,6	82,0
10000	35714	8,3	33,8	17,7	66,4
140000	5x10 ⁵	11,0	30,2	31,9	55,6

Tab. A 14: Subjektive Helligkeit 13

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 395 nm Teil A: Männchen

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,1	1,429	10,8	29,1	25,8	59,1
1	14,29	21,4	12,0	53,4	30,0
10	142,9	22,9	8,2	54,9	28,8
100	1429	20,8	7,5	51,7	25,7
1000	14286	19,2	8,1	51,2	27,4

Tab. A 15: Subjektive Helligkeit 14

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 395 nm Teil B: Weibchen

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,1	1,429	15	35,0	33,6	55,3
1	14,29	22,5	22,5	43,8	39,2
10	142,9	38,5	5,3	64,7	21,4
100	1429	30	8,0	59,3	21,2
1000	14286	39,1	7,5	64,9	19,7

Tab. A 16: Subjektive Helligkeit 15

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 473 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,1	0,286	2,7	39,5	10	76,1
1	2,857	10,4	31,2	27,1	57,2
10	28,57	14,4	25,2	34,2	49,7
100	285,7	19,8	13,9	45,3	35,9
1000	2857	22,9	12,7	50,2	32,9

Tab. A 17: Subjektive Helligkeit 16

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 488 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,0001	2×10^{-4}	2,1	60,7	7,7	87,8
1	1,961	11,5	26,8	26,7	53,1
10	19,61	22,4	17,0	41,8	38,9
100	196,1	19,8	14,3	44,8	32,4
10000	19608	35,3	4,0	67,4	14,5

Tab. A 18: Subjektive Helligkeit 17

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 514 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,01	0,013	8,3	27,9	24,9	59,2
0,1	0,125	8,8	29,0	26,8	58,1
1	1,25	19,4	13,5	41,4	37,6
10	12,5	25,1	10,8	54,6	26,9

Tab. A 19: Subjektive Helligkeit 18

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 570 nm

IV	IV	S2	S6	S1-3	S5-7
rel.	abs.	X	X	X	X
0,01	0,009	2,6	42,9	11,8	76,8
0,1	0,086	18,4	18,7	38,2	43,0
1	0,862	20,5	13,6	54,2	27,9
10	8,621	16,6	5,9	52,3	25,1

Tab. A 20: Subjektive Helligkeit 19

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 604 nm

IV rel.	IV abs.	S2 X	S6 X	S1-3 X	S5-7 X
0,01	0,007	7,0	25,8	19,0	62,8
0,1	0,068	11,2	16,7	36,6	45,2
1	0,676	32,1	10,3	55,2	32,3
100	67,57	27,4	6,4	63,7	22,0

Tab. A 21: Subjektive Helligkeit 20

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 615 nm

IV rel.	IV abs.	S2 X	S6 X	S1-3 X	S5-7 X
0,0001	6×10^{-5}	5,1	46,4	11,5	76,6
0,001	6×10^{-4}	15,0	22,8	27,8	53,5
0,01	0,006	9,4	33,5	22,0	65,5
1	0,578	19,4	13,7	48,3	31,7

Tab. A 22: Subjektive Helligkeit 21

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 649 nm

IV rel.	IV abs.	S2 X	S6 X	S1-3 X	S5-7 X
0,00001	5×10^{-6}	19,6	14,5	47,9	34,3
0,001	5×10^{-4}	42,3	7,7	74,2	14,8
1	0,478	17,2	12,6	45,3	34,3

Tab. A 23: Subjektive Helligkeit 22

Referenzwellenlänge: 535 nm

Testwellenlänge: 707 nm

IV rel.	IV abs.	S2 X	S6 X	S1-3 X	S5-7 X
7×10^{-5}	3×10^{-6}	11,2	11,1	35,8	26,9
0,0001	4×10^{-5}	7,6	6,9	37,6	26,2
0,01	0,004	23,3	3,7	57,8	19,0

Tab. A 24: Eiablage Freiland, Teil A: Eier pro Streifen, abs. und % (ohne Versuche 1-3, 7, 9 und 22)

Streifen	Versuch Nr.																				
	4	5	6	8	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	Σ	x	s		
Violett 1	0	170	0	0	0	0	210	0	0	0	0	0	0	420	70	5	875	41,7	102,2		
Hellblau 1	0	0	0	0	0	140	45	0	105	0	0	230	0	2	0	50	572	27,2	59,0		
Blaugrün 1	20	0	0	33	0	0	50	200	0	40	0	1	0	0	0	0	344	16,4	43,8		
Gelbgrün 1	0	0	0	33	0	65	70	180	0	0	0	171	170	0	0	3	693	33,0	61,3		
Zitr'gelb 1	0	113	0	0	0	15	200	80	150	0	0	0	0	0	0	0	558	26,6	56,8		
Orange 1	0	113	0	0	0	120	200	0	150	60	180	0	0	80	0	0	903	43,0	67,3		
Rot 1	0	5	63	0	0	0	0	100	70	0	0	0	0	0	40	0	278	13,2	28,4		
Violett 2	0	0	63	0	0	1	0	0	180	0	0	0	0	0	0	0	244	11,6	40,0		
Hellblau 2	350	0	0	0	0	5	0	0	60	90	35	0	10	60	0	0	610	29,0	76,3		
Blaugrün 2	0	0	1	0	2	0	290	0	140	35	0	15	70	0	30	583	27,8	67,4			
Gelbgrün 2	0	0	0	0	125	0	70	0	250	150	0	210	0	0	60	30	895	42,6	74,9		
Zitr'gelb 2	75	0	11	0	145	90	140	0	160	0	0	360	0	70	310	0	1361	64,8	103,8		
Orange 2	190	0	19	0	0	0	5	0	50	0	0	0	0	0	0	0	284	13,5	41,2		
Rot 2	0	0	0	0	180	0	58	280	0	0	110	0	0	240	0	0	958	45,6	84,6		
Violett 3	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	98	4,7	19,2		
Hellblau 3	0	0	25	5	0	120	145	10	200	55	0	0	0	0	0	0	560	26,7	55,6		
Blaugrün 3	0	15	0	28	0	3	153	10	0	55	0	0	0	0	0	0	264	12,6	34,1		
Gelbgrün 3	0	0	1	8	0	0	3	0	15	0	80	150	0	0	0	60	317	15,1	36,7		
Zitr'gelb 3	0	3	0	0	240	530	45	30	5	0	0	0	20	70	0	0	943	44,9	120,8		
Orange 3	0	123	0	0	0	0	155	210	0	0	0	0	300	0	0	0	878	41,8	83,5		
Rot 3	5	0	0	0	0	50	190	40	20	0	0	0	40	7	0	0	352	16,8	41,2		

17/Versuch 640 542 183 107 692 1139 2037 1140 1415 590 440 1122 555 1019 480 178 12570

Streifen	Versuch																			
	4	5	6	8	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	Σ	x	s	
Violett 1	0,0	31,4	0,0	0,0	0,0	0,0	10,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	41,2	14,6	2,8	100,3	4,8	11,0	
Hellblau 1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	12,3	2,2	0,0	7,4	0,0	0,0	20,5	0,0	0,2	0,0	28,1	70,7	3,4	7,5	
Blaugrün 1	3,1	0,0	0,0	30,8	0,0	0,0	2,5	17,5	0,0	6,8	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	60,8	2,9	7,4	
Gelbgrün 1	0,0	0,0	0,0	30,8	0,0	5,7	3,4	15,8	0,0	0,0	0,0	15,2	30,6	0,0	0,0	1,7	203,3	9,7	22,4	
Zitr'gelb 1	0,0	20,8	0,0	0,0	0,0	1,3	9,8	7,0	10,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	49,6	2,4	5,3	
Orange 1	0,0	20,8	0,0	0,0	0,0	10,5	9,8	0,0	10,6	10,2	40,9	0,0	0,0	7,9	0,0	0,0	110,7	5,3	9,8	
Rot 1	0,0	0,9	34,4	0,0	0,0	0,0	0,0	8,8	4,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,3	57,4	2,7	7,6	
Violett 2	0,0	0,0	34,4	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	12,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	47,2	2,2	7,7	
Hellblau 2	54,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	4,2	15,3	8,0	0,0	1,8	5,9	0,0	0,0	90,3	4,3	11,9	
Blaugrün 2	0,0	0,0	0,5	0,0	0,3	0,0	14,2	0,0	0,0	23,7	8,0	0,0	2,7	6,9	0,0	16,9	73,2	3,5	6,6	
Gelbgrün 2	0,0	0,0	0,0	0,0	18,1	0,0	3,4	0,0	17,7	25,4	0,0	18,7	0,0	0,0	12,5	16,9	112,7	5,4	8,5	
Zitr'gelb 2	11,7	0,0	6,0	0,0	21,0	7,9	6,9	0,0	11,3	0,0	0,0	32,1	0,0	6,9	64,6	0,0	168,3	8,0	15,1	
Orange 2	29,7	0,0	10,4	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	143,8	6,8	21,9	
Rot 2	0,0	0,0	0,0	0,0	26,0	0,0	2,8	24,6	0,0	0,0	25,0	0,0	0,0	21,6	0,0	0,0	152,0	7,2	13,7	
Violett 3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	50,4	2,4	10,7	
Hellblau 3	0,0	0,0	13,7	4,7	0,0	10,5	7,1	0,9	14,1	9,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	60,3	2,9	4,8	
Blaugrün 3	0,0	2,8	0,0	26,2	0,0	0,3	7,5	0,9	0,0	9,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	46,9	2,2	5,9	
Gelbgrün 3	0,0	0,0	0,5	7,5	0,0	0,0	1,1	0,0	1,1	0,0	18,2	13,4	0,0	0,0	0,0	33,7	74,5	3,5	8,3	
Zitr'gelb 3	0,0	0,6	0,0	0,0	34,7	46,5	2,2	2,6	0,4	0,0	0,0	0,0	3,6	6,9	0,0	0,0	97,4	4,6	12,0	
Orange 3	0,0	22,7	0,0	0,0	0,0	0,0	7,6	18,4	0,0	0,0	0,0	0,0	54,1	0,0	0,0	0,0	202,8	9,7	23,9	
Rot 3	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	4,4	9,3	3,5	1,4	0,0	0,0	0,0	7,2	0,7	0,0	0,0	27,3	1,3	2,6	

Tab. A 25: Winkelgeschwindigkeit (3°/s) eines Bodenobjekts am Ort des Tieres in Abhängigkeit von der Flughöhe und der Windgeschwindigkeit

Flughöhe [m]	Wind 1m/s		2,5 m/s		10 m/s		25 m/s	
	tan σ	σ	tan σ	σ	tan σ	σ	tan σ	σ
10	0,1000	5,71	0,2500	14,04	1,0000	45,0	2,5000	68,2
20	0,0500	2,86	0,1250	7,13	0,5000	26,6	1,2500	51,3
40	0,0250	1,43	0,0625	3,58	0,2500	14,0	0,6250	32,0
60	0,0167	0,96	0,0417	2,39	0,1667	9,5	0,4167	22,6
80	0,0125	0,72	0,0313	1,79	0,1250	7,1	0,3125	17,4
100	0,0100	0,57	0,0250	1,43	0,1000	5,7	0,2500	14,0
120	0,0083	0,48	0,0208	1,19	0,0833	4,8	0,2083	11,8
140	0,0071	0,41	0,0179	1,02	0,0714	4,1	0,1786	10,1
160	0,0063	0,36	0,0156	0,90	0,0625	3,6	0,1563	8,9
180	0,0056	0,32	0,0139	0,80	0,0556	3,2	0,1389	7,9
200	0,0050	0,29	0,0125	0,72	0,0500	2,9	0,1250	7,1
220	0,0045	0,26	0,0114	0,65	0,0455	2,6	0,1136	6,5
240	0,0042	0,24	0,0104	0,60	0,0417	2,4	0,1042	5,9
260	0,0038	0,22	0,0096	0,55	0,0385	2,2	0,0962	5,5
280	0,0036	0,20	0,0089	0,51	0,0357	2,0	0,0893	5,1
300	0,0033	0,19	0,0083	0,48	0,0333	1,9	0,0833	4,8
320	0,0031	0,18	0,0078	0,45	0,0313	1,8	0,0781	4,5
340	0,0029	0,17	0,0074	0,42	0,0294	1,7	0,0735	4,2
360	0,0028	0,16	0,0069	0,40	0,0278	1,6	0,0694	4,0
380	0,0026	0,15	0,0066	0,38	0,0263	1,5	0,0658	3,8
400	0,0025	0,14	0,0063	0,36	0,0250	1,4	0,0625	3,6
420	0,0024	0,14	0,0060	0,34	0,0238	1,4	0,0595	3,4
440	0,0023	0,13	0,0057	0,33	0,0227	1,3	0,0568	3,3
460	0,0022	0,12	0,0054	0,31	0,0217	1,2	0,0543	3,1
480	0,0021	0,12	0,0052	0,30	0,0208	1,2	0,0521	3,0
500	0,0020	0,11	0,0050	0,29	0,0200	1,1	0,0500	2,9

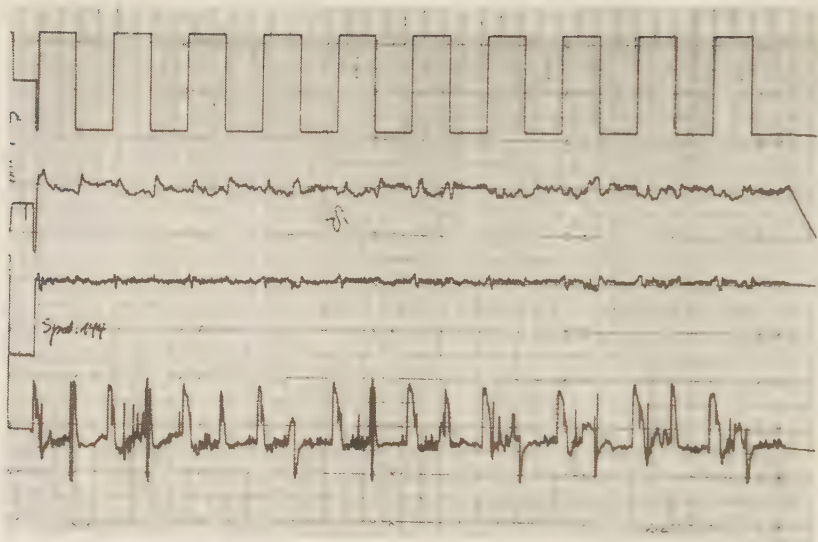


Abb. A 1: Original-Schreiberkurve zu Abb. 26 a

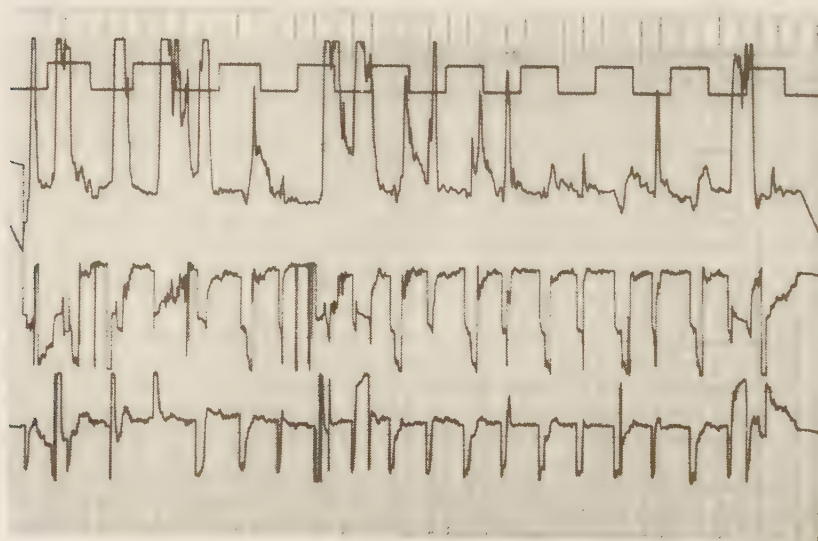


Abb. A 2: Original-Schreiberkurve zu Abb. 26 b

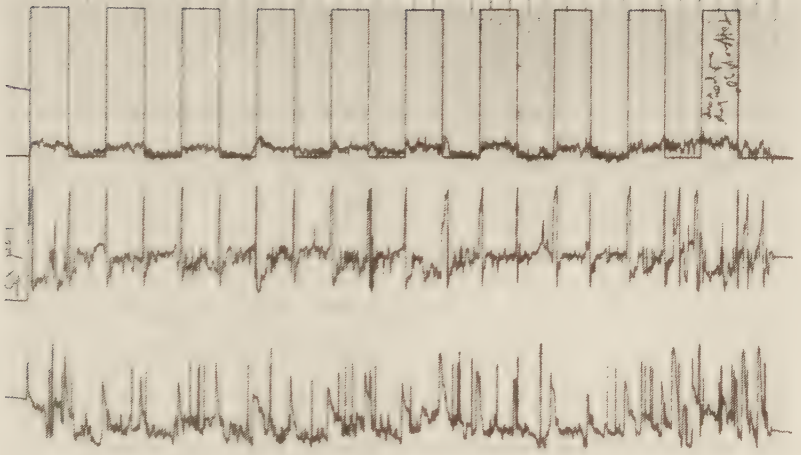


Abb. A 3: Original-Schreiberkurve zu Abb. 26 c

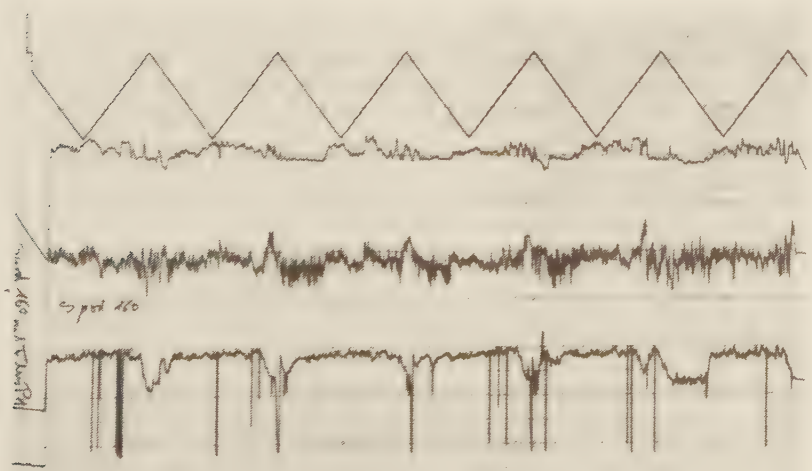


Abb. A 4: Original-Schreiberkurve zu Abb. 27

LEBENS LAUF

Alexander PELZER

Wielandstr. 3, 5800 Hagen 1

geb. 31.7.1956 in Hohenlimburg

ledig

1963 - 1966 Grundschule in Hagen

1966 - 1975 Gymnasium in Hagen

1975 - 1976 Grundwehrdienst

1976 - 1982 Studium der Biologie an der Ruhr-Universität
Bochum

Abschluß: Diplom (Prüfungsfächer Zoologie,
Botanik, Paläontologie)

Diplomarbeit am Lehrstuhl für Spezielle Zoologie
(Prof. Dr. H. Mergner)

Thema:

"Ventilationsrhythmik und Stigmenaktivität bei
ruhenden Schwärmern (Lepidoptera, Sphingidae)"

Betreuer: Prof. Dr. L. T. Wasserthal (jetzt
Erlangen)

1982 - 1988 Promotion am Lehrstuhl für Tierphysiologie, Ruhr-
Universität Bochum (Prof. Dr. H. Langer)

